
COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

LE

TRAVAIL MUSCULAIRE

ET

L'ÉNERGIE QU'IL REPRÉSENTE

PAR

A. CHAUVEAU
MEMBRE DE L'INSTITUT

PARIS
ASSELIN ET HOUZEAU
LIBRAIRES DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE
Place de l'École-de-Médecine.

1891

AVANT-PROPOS

Ceci est une œuvre de physiologie pure. Le sujet qu'elle embrasse appartient tout entier à l'étude du mécanisme intime de la contraction musculaire. J'en préviens tout d'abord le lecteur qui, sur la foi du titre, pourrait être tenté de chercher, dans cet essai, des applications pratiques relatives à l'exploitation des moteurs animés.

La question qui s'y trouve traitée n'intéresse pourtant pas que les physiologistes. Elle a une égale importance pour tous ceux, savants ou praticiens, qui ont intérêt à la solution du problème des transformations et de l'utilisation de l'énergie dans les êtres organisés.

La contribution que j'apporte à l'étude de cette question comprend : 1° une conception théorique du mode d'emploi de l'énergie dans la contraction musculaire; 2° les faits que la vérification expéri-

mentale de cette conception théorique m'a permis d'acquérir.

Ceux-ci une fois trouvés, j'aurais pu m'y attacher presque exclusivement. En effet, ces faits seront très certainement plus ou moins rectifiés dans l'avenir, grâce au perfectionnement des méthodes expérimentales; mais, dans leur ensemble, ils constituent dès maintenant une acquisition ferme. Je n'en pourrais dire autant de l'idée instigatrice des expériences qui me les ont révélés. Peut-être les résultats de ces expériences s'adapteront-ils un jour plus exactement à une autre théorie.

J'ai tenu cependant à donner, dans mon exposition, la première et la plus importante place à la conception qui a inspiré mes recherches : après avoir recueilli les impressions suscitées par les quelques communications préalables que j'ai faites soit à l'Académie des sciences de Paris, soit au Congrès international des sciences médicales, tenu à Berlin (1), je me suis convaincu que ce serait la meilleure manière de faire comprendre la portée et la signification de ces recherches.

Deux hypothèses peuvent être distinguées dans cette conception.

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 7, 15 et 21 juillet 1890. — *Archives de physiologie*, n° 1, 1891.

La première, d'une portée très générale, suppose que l'activité fonctionnelle, quelle qu'elle soit, des éléments organiques constitue un travail — le *travail physiologique* — et que ce travail absorbe temporairement *toute* l'énergie qui est mise en jeu pour son exécution. C'est un point de vue sur lequel je n'ai pas à m'arrêter, parce que je l'ai longuement exposé ailleurs (1).

La seconde hypothèse, forme spécialisée de la première, considère la contraction musculaire, c'est-à-dire le *travail physiologique* des faisceaux contractiles, comme une création pure et simple de force élastique, équivalente à l'énergie dépensée par le muscle pendant la durée de son activité.

C'est donc cette élasticité de contraction, considérée comme forme transitoire de l'énergie employée à sa création, qui est mise en relief dans mon exposition. J'y insiste peut-être outre mesure. Mais aucun détail ne m'a paru superflu pour présenter cette vue théorique sous tous ses aspects, en raison du rôle important qu'elle est appelée à jouer, dans l'interprétation des résultats de mes expériences.

En quoi consiste la force antagoniste que l'élasticité créée par la contraction est destinée à équili-

(1) *Revue scientifique*, 1888. — *Du travail physiologique et de son équivalence.*

brer? C'est la résistance que la tension produite par la charge oppose aux changements de forme du muscle, c'est-à-dire aux modifications que la contraction introduit dans les trois dimensions de l'organe. Il n'est guère contestable que cette résistance n'ait pour mesure le produit de la charge par le raccourcissement musculaire. Donc, on peut attribuer la même valeur à la puissance qui équilibre cette résistance dans l'acte de la contraction, autrement dit à la force élastique que celle-ci fait apparaître. Mais il fallait démontrer expérimentalement que cette identité de valeur est réelle. Or, parmi les faits issus des expériences entreprises pour vérifier les données théoriques qui m'ont servi de point de départ, il en est qui se rapportent justement à la démonstration et aux lois de cette élasticité musculaire créée par l'état de contraction. Ils prouvent que la force élastique du muscle en activité ne se mesure pas seulement par la charge qu'elle équilibre; cette force est à la fois proportionnelle à la charge et au degré de raccourcissement du muscle qui opère le soutien, le soulèvement ou l'abaissement des charges. Tel a été le principal résultat de mes expériences spéciales sur l'élasticité de contraction considérée en elle-même.

Après les lois relatives à la création de l'élasticité musculaire pendant l'état de contraction, il

fallait déterminer celles de la dépense d'énergie nécessitée par cette création et chercher si les unes et les autres suivent la même marche parallèle.

J'ai vu qu'en effet, pendant le travail physiologique du muscle, la consommation d'énergie est, comme la force élastique créée, proportionnelle à la fois à la charge que cette force équilibre et au degré du raccourcissement musculaire. Cette proportionnalité se montre, avec une approximation suffisante, dans les expériences où l'évaluation relative du mouvement énergétique se fait par la mesure de l'échauffement qu'éprouvent les muscles soumis à ces expériences.

Ce sont là seulement les faits fondamentaux de mon étude. Tout à l'entour gravitent nombre d'autres faits non moins importants à connaître quoique d'ordre secondaire.

Pour l'exposition et la démonstration de ces faits, j'ai, de parti pris, choisi et multiplié autant que j'ai pu les moyens simples, élémentaires, parlant fortement aux yeux et à l'esprit. Le même parti pris m'a poussé à faire rentrer tous les faits dans des lois précises, formulées en termes nettement arrêtés. Ce parti pris m'exposait à verser dans les systématisations hasardées. Je ne suis pas sûr d'avoir évité cet écueil. Mais je ne regretterais

pas de m'y être exposé, si j'avais réussi, par ma témérité préméditée, à atteindre mon but, qui est d'appeler l'attention sur toutes les difficultés du problème de la thermodynamique musculaire, sans en éluder aucune.

Dans cette exposition, le mot *travail* reviendra souvent, tantôt seul, tantôt accompagné de différents qualificatifs qui en modifient la signification. Ceci exige quelques explications préalables.

En physiologie, il y a vraiment de graves inconvénients à s'en tenir étroitement à l'acception donnée au mot *travail* par les mécaniciens. Pour le physiologiste, en effet, le *travail* ne saurait s'entendre exclusivement du soulèvement (*travail positif*) ou de l'abaissement (*travail négatif*) des charges mises en mouvement par les moteurs animés. Le simple soutien de ces charges mérite au même degré le nom de *travail* (*travail statique*), *parce que cet acte entraîne, par lui-même, une dépense d'énergie*.

Dans l'article, ci-devant signalé, de la *Revue scientifique*, j'ai déjà traité ce sujet, et j'ai montré par une comparaison, combien il importe de distinguer entre les moteurs mécaniques et les moteurs animés quand il s'agit du soutien fixe des charges. Il est bon de reproduire ici cette comparaison.

Je prends d'abord l'exemple d'un piston vertical,

chargé de poids faisant équilibre à la tension d'une certaine quantité de vapeur d'eau, accumulée dans le corps de pompe, sous la face inférieure du piston. Si l'on enlève la moitié des poids que celui-ci supporte, il montera, en soulevant les poids restants, jusqu'à ce que la vapeur soit assez détendue pour arriver à un nouvel équilibre avec la charge du piston. Ce *travail mécanique* une fois accompli, le piston et sa charge restent soulevés, si, au moins, l'appareil est assez bien enveloppé pour qu'il n'y ait pas déperdition de chaleur; et cela *sans aucune dépense d'énergie*.

Considérons maintenant un muscle actionné par la volonté, soit le biceps brachial, chez l'homme, soutenant des poids à une certaine hauteur parfaitement fixe. La brusque soustraction d'une partie de ces poids permettra au muscle d'entraîner le reste dans un mouvement ascensionnel, constituant un *travail mécanique*, qui s'arrêtera quand la tension musculaire se sera mise en équilibre avec ce reste de la charge.

Les deux cas paraissent absolument identiques. Le sont-ils en réalité? Non. Dans le premier cas, le travail mécanique seul absorbe de l'énergie; le travail de soutien qui précède ou suit ce travail mécanique est un acte purement passif, qui, si l'appareil est mis à l'abri du refroidissement, pourrait se prolonger indéfiniment sans qu'il en

résultât le moindre changement dans l'énergie potentielle de la vapeur d'eau retenue sous le piston.

Mais, dans le cas du muscle, la contraction de cet organe ne peut pas plus se soutenir, sans dépense de force vive, pendant les deux phases de travail de soutien que pendant la phase de travail mécanique intercalée entre celles-ci.

Ainsi, si le soutien d'une charge ne compte pas comme travail quand il est accompli par un moteur mécanique, il en est autrement lorsque le soutien est effectué par la contraction d'un muscle. Celui-ci *travaille*, c'est-à-dire transforme ou dépense de l'énergie, lorsque sa contraction est employée à soutenir un poids, tout aussi bien que quand elle lui imprime un mouvement ascensionnel. A la vérité, aucune parcelle de l'énergie dépensée ne passe dans le travail de soutien : toute cette énergie se disperse sous forme de chaleur sensible. Mais la dépense n'en existe pas moins pour le muscle qui exécute le travail.

Cet exemple a été choisi tout exprès pour les besoins de la démonstration. Mais combien n'en trouverions-nous pas d'autres dans l'exploitation industrielle des moteurs animés! Souvent le travail statique est le seul ou presque le seul *effet utile* qu'on demande à la contraction musculaire. C'est le cas du travail du portefaix, cheminant avec sa

charge sur un plan horizontal et s'appliquant instinctivement à raser le sol, pour n'imprimer à son centre de gravité que des déplacements insignifiants dans le sens vertical. Ce cas, aux yeux des physiologistes, ne diffère pas de celui du portefaix élevant ou abaissant une charge, en montant ou en descendant un escalier. Je veux dire par là que les muscles travaillent de la même manière dans les deux cas, en empruntant de l'énergie à la force vive chimique dont les organes musculaires en action deviennent le foyer de production.

Sans doute, le résultat, au point de vue mécanique, n'est pas le même dans les deux cas ; sous ce rapport, ils devront toujours être distingués. Mais, au point de vue économique ou physiologique, on ne saurait les séparer, parce qu'ils exigent tous deux une dépense d'énergie, qui est effectuée exactement par le même procédé intime.

Pour achever de caractériser le simple soutien des charges, en tant que travail des moteurs animés, il importe de faire remarquer qu'il n'est accompagné d'aucune autre résistance concomitante, pas même, si le sujet porteur du fardeau ne se déplace pas, du moindre frottement entre les surfaces articulaires de ce sujet ; et même, quand celui-ci se meut horizontalement, les frottements articulaires constituent une si faible résistance,

qu'on n'a guère à en tenir compte. La dépense d'énergie dans les muscles mis en contraction pour soutenir simplement une charge est donc exclusivement provoquée par le *travail statique* lui-même. Cette dépense est bien employée à la création de la puissance qui met le muscle en état de résister à la traction de la charge ou d'équilibrer la résistance qu'oppose son tissu au changement de forme provoqué par la contraction.

Je reviens au portefaix de tout à l'heure, et je le prends au moment où, gravissant un escalier, il imprime à son corps et à sa charge un mouvement ascensionnel. Il dépend de cet homme d'exécuter ce mouvement plus ou moins vite. Mais quel que soit le temps qu'il y mette, le travail mécanique accompli sera toujours de même valeur, si l'homme s'arrête sur un même degré de l'escalier. En sera-t-il ainsi pour la dépense d'énergie effectuée par le moteur ? Non, parce que ses muscles ne cessent de travailler à aucun instant. En montant la charge, ils ont constamment à la soutenir. Si la durée de ce soutien se prolonge, l'effort musculaire qui y est employé se prolonge également, partant aussi le travail chimique interstitiel lié à la création de la force élastique par cet effort musculaire. Voilà donc le *travail statique* qui intervient dans l'exécution du *travail mécanique*, en modifiant la quantité d'éner-

gie dépensée par la contraction musculaire, suivant la durée de celle-ci.

Rien de semblable ne se présente avec les moteurs inanimés. Supposons qu'un treuil mû par une machine à vapeur accomplisse le même travail mécanique dont il vient d'être question : que la machine exécute ce travail en une heure ou en deux, la dépense théorique d'énergie ne change pas. En effet, quel que soit le procédé employé pour ralentir le travail de la machine, on peut dire — en prenant les choses très en gros — que la consommation de combustible en un temps donné se réduira proportionnellement.

Avec les moteurs animés, comme on vient de le voir, c'est tout autre chose ; l'énergie consommée dépend non seulement de la *quantité* de travail mécanique qu'ils exécutent mais encore du *temps* consacré à l'exécution de ce travail.

Pour le physiologiste, comme pour l'économiste, cette dépense d'énergie constitue le phénomène essentiel de la contraction musculaire. Quand on étudie cette dernière, il faut toujours aboutir à la première. Le physiologiste doit donc fixer son attention tout spécialement sur les conditions qui tiennent sous leur dépendance cette consommation d'énergie. Or, à proprement parler, il n'y en a qu'une qui puisse intervenir, en dehors de la va-

leur du raccourcissement musculaire et de la charge ; c'est la durée de l'équilibration de celle-ci par celui-là. Que les leviers osseux soient *immobiles* ou en *mouvement uniforme*, cette équilibration se fait toujours de la même manière, au moyen de la contraction musculaire, soit dans le soutien fixe soit dans le soutien à la montée ou à la descente.

Donc le *travail statique* tient une place considérable dans la physiologie intime du muscle, comme il en tient une également dans l'utilisation des moteurs animés, même quand ils sont employés exclusivement en vue de faire du *travail mécanique*.

Voilà le cas particulier en présence duquel se trouvent les physiologistes et qui leur rend un peu embarrassante la définition étroite donnée au mot *travail* par les mécaniciens. Nous avons tout intérêt à attribuer à ce mot un sens plus général et à définir ou à spécifier le *travail* des mécaniciens en l'appelant toujours *travail mécanique*. On est déjà entré très largement dans cette voie. Le *travail*, au sens général, s'entend communément de tout acte impliquant un mouvement énergétique quelconque ; et l'épithète *mécanique* est couramment ajoutée au mot *travail*, quand on veut parler du déplacement des résistances. Ajoutons que l'expression *travail statique*, appliquée à la désignation du soutien des charges par les moteurs animés,

n'est pas davantage une nouveauté en physiologie (1).

D'autres expressions font encore partie du langage des physiologistes et seront souvent employées dans ce mémoire : par exemple celle de *travail intérieur*, désignant tous les mouvements énergétiques qui se passent au sein même des tissus et celle de *travail extérieur* exprimant l'*effet utile* ou les actes extérieurs déterminés par le travail intérieur de la contraction musculaire.

En définitive, la terminologie usuelle m'a fourni les mots spéciaux qui m'étaient nécessaires pour exprimer les faits et les lois résultant de mon étude de la contraction musculaire. Aucun néologisme n'a été nécessaire. Mais je reconnais que, tout usitées que soient les expressions dont je me suis servi, il faut s'entendre à l'avance sur le sens qui leur a été attribué. Aussi n'est-il pas inutile de reproduire ici la note de la page 49, où j'ai rappelé l'acception dans laquelle chacun de ces termes doit être entendu :

« 1° Le mot TRAVAIL employé seul, ou l'expression TRAVAIL MUSCULAIRE, auront toujours le sens général ci-devant indiqué et s'appliqueront indifféremment à tous les mouvements énergétiques de la contraction.

(1) Voir, par exemple : *Principles of animal mechanics*, by Rev. Samuel Haughton, 1873.

« 2° Le TRAVAIL INTÉRIEUR comprendra toutes les manifestations confinées dans l'intimité du tissu musculaire, c'est-à-dire :

« *a.* Les *métamorphoses chimiques* sources de l'activité physiologique de ce tissu ;

« *b.* L'*activité* ou le *travail physiologique* du muscle, consistant dans la substitution de la force élastique de contraction à l'énergie chimique originelle;

« *c.* La *transformation de ce travail physiologique en chaleur sensible*, transformation totale ou partielle : *totale*, si la contraction ne donne lieu à aucun travail extérieur ou bien n'engendre que du travail statique ou du travail négatif; *partielle*, quand le muscle produit extérieurement du travail positif.

« 3° Le TRAVAIL EXTÉRIEUR désignera l'effet utile, *quel qu'il soit*, produit par la contraction musculaire en dehors de l'organisme :

« *a.* Le *travail statique*, ou travail de soutien des charges, ne détournant rien de l'énergie employée au travail intérieur concomitant ;

« *b.* Le *travail mécanique*, ou *travail vrai* des mécaniciens : tantôt *positif* et absorbant alors une partie plus ou moins grande de l'énergie productrice du travail intérieur; tantôt *négatif* et restituant, au contraire, au tissu musculaire, sous forme de chaleur sensible, une quantité d'énergie

équivalente à la force vive représentée par la hauteur de chute de la masse en mouvement. »

D'autres locutions usitées se trouveront encore assez fréquement sous ma plume, comme celles de *contraction statique*, *contraction dynamique*. Le sens en est connu : on sait que la première exprime l'état du muscle contracté d'une manière fixe; la seconde, l'état du muscle en voie de raccourcissement ou d'allongement.

Puisque la contraction musculaire consiste en une création de force élastique, il était naturel d'appliquer à l'élasticité créée les mêmes épithètes distinctives qu'à la contraction : d'où l'*élasticité statique* et l'*élasticité dynamique*.

Ces dernières locutions ne sont déjà plus très conformes au langage usuel des physiologistes. J'en emploie d'autres qui s'en éloignent encore davantage : on a vu ci-devant que j'use des expressions *soutien fixe*, *soutien à la montée, soutien à la descente*, pour désigner le *travail* statique qui constitue le fond de l'effet utile produit par l'activité musculaire dans tous ses modes de manifestation extérieure. Il y a là des associations de mots qui paraissent superflues ou contradictoires. J'aurais voulu trouver autre chose; je n'y ai pas réussi et j'ai passé outre.

Il me serait difficile, en effet, de me priver de ces termes, fort expressifs, dans l'étude du *tra-*

vail extérieur accompagnant la création de l'élasticité musculaire.

J'aurais préféré, dans cette tentative de systématisation, ne pas sortir des conventions établies où se sont renfermés jusqu'à ce jour les mécaniciens et les physiologistes. C'était possible. Mais j'aurais manqué de franchise. Il m'a paru qu'il était de mon devoir d'aller jusqu'à l'extrémité de ma pensée, de l'exposer sans réticence, au risque de susciter quelques étonnements. De cette manière, l'étendue du terrain de la discussion n'est nullement dissimulée : il s'ouvre très large à la critique. Je ne serai pas des derniers à y soumettre mon ébauche, si, comme je l'espère, je me trouve bientôt en possession de nouveaux moyens de recherche et d'étude.

1er janvier 1891.

LE
TRAVAIL MUSCULAIRE
ET
L'ÉNERGIE QU'IL REPRÉSENTE

INTRODUCTION

LES LOIS DE LA THERMODYNAMIQUE MUSCULAIRE TIRÉES DE L'ÉTUDE DE LA PROPRIÉTÉ FONDAMENTALE DU MUSCLE, C'EST-A-DIRE L'« ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION »

Le rôle immense rempli dans le monde par le travail musculaire de l'homme et des animaux domestiques communique une importance considérable à l'étude purement physiologique du muscle. On a surtout un grand intérêt à connaître le mode d'utilisation de l'*énergie*, d'où le muscle tire son aptitude à faire du travail. Aussi s'est-on singulièrement appliqué déjà à l'étude de cette grave question, et la science possède sur le sujet un grand nombre de documents des plus intéressants. Pourtant le travail des moteurs animés n'a pas encore trouvé les formules simples et précises propres à exprimer ses relations avec les lois générales

de la conservation et de la transformation de la force. Ceci tient, en grande partie, à ce que les physiciens et les physiologistes qui ont cherché ces relations se sont attaqués directement au travail lui-même; ils l'ont comparé à l'énergie qui en est la source, sans être suffisamment renseignés sur l'acte intercalaire qui s'interpose nécessairement entre celle-ci et celui-là.

Cet acte intercalaire, c'est la mise en jeu de la propriété fondamentale du muscle, aboutissant à la création d'une propriété physique, dont les variations, exactement mesurables, peuvent être comparées avec précision aux causes, non moins exactement mesurables, qui les déterminent. Ce sont là, dans les sciences biologiques, comme ailleurs, les conditions habituelles de la détermination rigoureuse des lois et des principes, non seulement par l'analyse expérimentale (1), mais encore par l'analyse mathématique. Il importe d'en profiter.

Par le titre de la présente introduction, vrai titre de mon travail, on peut constater que la propriété fondamentale que j'ai en vue, c'est l'*élasticité de contraction*, qui pourrait être appelée encore l'*élasticité active* du muscle. Je me suis, en effet, résolument rattaché à cette idée simple sur la manière de considérer la contraction musculaire, à savoir que *le muscle contracté est un organe qui a subitement acquis une très grande élasticité* (2).

(1) Il ne sera question dans ce travail que de faits établis sur l'analyse expérimentale et dont l'exposition sera facilitée par quelques démonstrations géométriques tout à fait élémentaires.

(2) On voudra bien accepter purement et simplement cette for-

C'est à cette propriété *acquise* que le muscle doit le pouvoir de faire du mouvement. L'acquisition de cette propriété est le résultat du travail physiologique du muscle, c'est-à-dire de la contraction ; disons plus, c'est la contraction elle-même. Donc, la force vive qui se dégage des combustions et autres métamorphoses chi-

mule brute, qui suffit au développement de ma thèse, comme on le verra bien vite dans la suite de cette étude. J'entends donc m'en tenir aux termes de cette formule brute, et laisser de côté tout examen du mécanisme intime des actions moléculaires qui constituent la contraction du muscle, c'est-à-dire la constitution de son élasticité active.

Je me tiendrai également éloigné de toutes les discussions auxquelles l'élasticité musculaire considérée en elle-même a déjà donné lieu et dont elle continue d'être l'objet. La manière dont je présente quelques points ne concorde pas exactement avec certaines notions généralement acceptées, particulièrement avec les propositions d'Ed. Weber, sur les relations de l'élasticité et de l'extensibilité dans le muscle en action ; mais il sera facile de voir qu'il n'y a pas contradiction entre les faits et que les divergences apparentes, qui se remarqueront dans les déductions tirées de ceux-ci, proviennent de la nouveauté du point de vue auquel je me suis placé. Je donne cet avertissement une fois pour toutes, dans le but de m'éviter de compliquer, par des discussions incidentes, l'exposition assez difficile que j'ai à faire. Cette exposition est, pour moi, d'autant plus périlleuse, que l'on compte les physiologistes acceptant pleinement et sans arrière-pensée l'idée qui attribue, à la mise en jeu de la contractilité, le caractère d'une création de force élastique. En France, je n'en puis citer que deux : Rouget et H. Milne-Edwards; peut-être aussi Marey et Ch. Richet. Dans le pays même d'où sont sortis les plus importants travaux sur l'élasticité musculaire, l'heureuse conception d'Ed. Weber est loin d'être acceptée par tout le monde.

Il m'eût été certainement possible d'exposer les lois de la dépense de l'énergie, dans le travail du muscle, telles qu'elles résultent de mes recherches, sans faire intervenir dans le langage autre chose que la contraction qui crée la force élastique. Mais je me serais privé d'une grande ressource facilitant la systématisation de tous les faits de la thermodynamique musculaire.

miques intramusculaires, au moment où le muscle travaille, doit être considérée comme étant consacrée à *la création de l'élasticité de contraction.* En d'autres termes, la force élastique du muscle contracté est une forme transitoire de cette force vive. Le fondement des solutions qu'attend le problème de la thermodynamique musculaire repose ainsi sur la *détermination des rapports qui existent entre l'élasticité acquise du muscle et l'énergie que la création de cette élasticité met en mouvement.*

Nous resterons étroitement confinés dans cette idée. Tout, absolument tout, dans le présent travail, sera rapporté à la création de l'*élasticité de contraction*, sous l'influence des excitations transmises au muscle par les plaques nerveuses terminales. C'est le phénomène simple qui constitue l'essence même de l'activité musculaire. Que l'on considère le muscle déjà mis en état constant de tension élastique, par une contraction permanente, ou qu'on le prenne quand il passe de l'état de relâchement à cet état de tension, c'est toujours la création de l'élasticité qui apparaît comme l'acte effectif et essentiel, dans lequel se trouve contenue, pour ainsi dire, toute la physiologie du muscle. L'intérêt du physiologiste doit donc s'attacher à ce phénomène simple.

L'*élasticité de contraction*, ou *élasticité active*, diffère-t-elle de l'*élasticité passive* du muscle, celle que, vivant ou mort, il possède à l'état de repos ou de relâchement? C'est une question dont nous n'avons pas à nous préoccuper, parce que, au moment de la contraction,

l'élasticité passive se confond nécessairement avec l'élasticité active. On peut ainsi admettre que celle-ci intervient seule dans les phénomènes de mouvement exécutés par le muscle qui accomplit son rôle physiologique. Donc, la propriété élastique du muscle en activité fixera seule notre attention.

C'est, du reste, dans le muscle contracté que l'élasticité a surtout été remarquée par tous les physiologistes. Combien, parmi eux, se sont plu à comparer le muscle ainsi contracté à un morceau de caoutchouc doué d'une élasticité parfaite ! On tire sur le muscle contracté, il s'allonge. On cesse la traction, il revient de suite à la forme et à la longueur qu'il avait avant l'étirement. C'est exactement le cas du caoutchouc. Mais l'analogie ne va pas au delà de ces manifestations sensibles ; elle ne s'étend pas jusqu'à l'origine ou la source de l'élasticité. Dans le caoutchouc, celle-ci est inhérente à la matière ; dans le muscle, l'élasticité est incessamment créée par les transformations d'énergie chimique qui se passent au sein du tissu musculaire pendant la contraction.

Ce sont les lois de cette création de l'élasticité de contraction qu'il faut déterminer tout d'abord. Et, en effet, cette propriété existe par elle-même ; elle se crée et fonctionne en dehors de toute utilisation par un travail mécanique extérieur. On peut donc l'étudier, sans se préoccuper nécessairement de cette utilisation. Je dis même qu'on *doit* commencer par l'étudier ainsi. C'est le seul moyen de se rendre compte des relations qui rattachent le travail mécanique exécuté par le muscle

aux transformations de l'énergie dont cet organe est le siège pendant son état d'activité.

Voici donc le programme de mes recherches sur la thermodynamique musculaire :

1° J'étudierai d'abord l'élasticité de contraction en elle-même, tant à l'état statique qu'à l'état dynamique.

2° Elle sera ensuite considérée dans ses rapports avec l'*énergie* qu'elle représente et avec celle qui répond à l'excitation du faisceau musculaire par les plaques motrices nerveuses.

3° Puis on examinera l'influence que l'exécution d'un travail mécanique *extérieur* exerce sur les manifestations *intérieures* du mouvement énergétique.

4° On posséderа alors les documents nécessaires pour aborder l'étude du rapport du travail mécanique à l'énergie dépensée par le muscle dans l'exécution de ce travail.

5° Enfin on considérera l'élasticité de contraction dans les conditions extra-physiologiques, en vue d'expliquer certaines contradictions apparentes de la thermodynamique physiologique.

Pour cette quintuple étude, j'ai utilisé nombre de documents existant dans la science. Mais j'ai dû chercher à en acquérir de nouveaux, qui m'étaient indispensables. J'ai eu recours alors aux moyens les plus habituellement employés par les physiologistes, dans les études de thermodynamique musculaire, c'est-à-dire aux expériences sur les muscles isolés de la grenouille. Quelques recherches sur les muscles en place de mammifères vivants y ont été jointes. Mais ma principale

et ma plus fructueuse source de renseignements, ç'a été l'expérimentation sur l'homme à l'état parfaitement normal, en dépit des grandes imperfections et des non moins grandes difficultés qu'elle présente.

L'homme seul se prêtait à la réalisation de certaines expériences, lui seul pouvant, à la volonté de l'expérimentateur, faire travailler ses muscles dans les conditions comparatives voulues pour l'obtention des résultats poursuivis. J'ajouterai qu'avec un tel sujet, on ne peut se dispenser d'expérimenter en restant dans les conditions normales de la vie physiologique, ce qui n'est pas un minime avantage. On se trompe parfois quand, sous prétexte de ramener à la plus grande simplicité possible les conditions expérimentales, d'éliminer tous les facteurs étrangers à la contraction musculaire elle-même, on agit sur le muscle privé de circulation, isolé, excisé, en train de mourir. Il ne faut pas oublier que l'organe est alors obligé de fonctionner en se détruisant lui-même, sans pouvoir se réparer. Or, dans le cas de fonctionnement physiologique régulier, la réparation du muscle ne se sépare point de la désintégration qu'entraîne la mise en jeu de l'activité de son tissu. La vérité est que, fort souvent, les expériences à faire sont de telle nature qu'on ne peut les exécuter qu'en se plaçant en dehors des conditions de la vie normale. Alors on doit tendre à limiter le plus possible l'emploi de ce mode d'étude, et surtout à s'en servir seulement pendant la période, plus ou moins courte, où les organes conservent à peu près intactes les propriétés physiologiques qu'ils possèdent sur les animaux vivants.

Enfin une dernière considération d'une extrême importance plaide encore en faveur de l'adoption des conditions de la vie physiologique pour les sujets consacrés à l'expérimentation. C'est qu'il est absolument impossible de reproduire exactement, avec le muscle isolé de la grenouille, la fonction musculaire normale accomplissant régulièrement l'œuvre qui en est le but essentiel et qui consiste dans l'exécution du travail mécanique. A la rigueur, il est possible d'assimiler le tétanos, provoqué par une succession rapide d'excitations artificielles, à la contraction volontaire permanente d'un muscle qui soutient un poids, c'est-à-dire qui fait du travail statique. Mais les secousses isolées, avec lesquelles, dans les laboratoires, on fait faire du travail mécanique au muscle de la grenouille, ne sont pas absolument comparables à la contraction croissante à l'aide de laquelle l'homme ou l'animal soulèvent volontairement des charges plus ou moins lourdes. Cette contraction volontaire, considérée, avec raison, comme étant composée de secousses *fusionnées*, ne saurait être identifiée avec une succession de secousses *indépendantes*. Il y a, entre les deux cas, une différence de conditions fonctionnelles pouvant entraîner une différence dans les manifestations thermodynamiques.

Faut-il ajouter qu'on chercherait en vain à étudier la question du travail négatif sur les muscles isolés de la grenouille. Cette sorte de travail est le résultat d'une contraction décroissante, possible seulement sur les sujets vivants, et que l'homme seul peut accomplir dans

les conditions voulues pour la détermination des mouvements énergétiques qu'elle entraîne.

Pour toutes ces raisons, j'ai donc cru devoir demander au fonctionnement normal des muscles de l'homme les faits capables d'éclairer le mécanisme intime de la contraction musculaire, au point de vue thermodynamique. Ils ne sont pas faciles à obtenir. L'abord en est environné de difficultés irritantes et décourageantes. Mais je ne me suis pas rebuté, parce que c'est dans cette méthode qu'on trouve les conditions les plus régulières de l'expérimentation, celles qui permettent d'écarter toutes les causes d'erreur provenant des troubles apportés, dans l'expression des phénomènes, par les conditions extraphysiologiques des expériences exécutées sur les muscles isolés de la grenouille.

Est-ce à dire qu'il ne faille tenir aucun compte de ces dernières expériences? C'est tout le contraire de ma pensée. On verra que les résultats qu'elles ont donnés, éclairés, rectifiés et complétés par ceux qui ont été obtenus dans les expériences qu'on peut appeler normales, concordent avec ces derniers dans la presque unanimité des cas. Il n'y a d'exception apparente que pour les cas très rares où les conditions expérimentales restent décidément trop dissemblables.

En somme, ces résultats des expériences antérieures suffiraient à eux seuls à justifier les propositions fondamentales que je désire soumettre au jugement des physiologistes.

On doit même reconnaître à ces expériences le mérite d'un certain service particulier qu'elles nous ont

rendu. Il n'était pas inutile qu'elles prouvassent, pour ainsi dire à l'avance, que l'élasticité de contraction se manifeste avec ses caractères essentiels dans le tissu musculaire absolument exsangue. Ceci importe aux mécaniciens qui seraient tentés d'appliquer les ressources de l'analyse à l'étude de la corrélation des lois de la création de l'élasticité musculaire avec celles de la dépense d'énergie qui en résulte. Ils savent ainsi qu'ils n'ont aucun compte à tenir du sang qui gorge les muscles des animaux vivants, ni d'aucune des substances solides ou fluides que le sang tient en suspension ou en dissolution. Le milieu dans lequel se passent les phénomènes intimes de l'élasticité de contraction est un élément anatomique simple, dont la constitution physique n'offre guère plus de difficultés aux hypothèses de l'analyste que celle d'un simple morceau de caoutchouc.

CHAPITRE PREMIER

DE L'ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION CONSIDÉRÉE EN ELLE-MÊME

L'étude qui est visée dans ce chapitre sera très strictement restreinte au point de vue thermodynamique.

Nous commencerons par envisager l'élasticité de contraction dans sa condition la plus simple, c'est-à-dire à l'*état statique*, ou, plus explicitement, quand le muscle soutient un poids quelconque, auquel sa force élastique fait équilibre. Dans ce cas, en effet, il n'y a pas de travail mécanique. Les mouvements de l'énergie restent tout intérieurs et sont exclusivement consacrés à la création de cette force élastique. C'est donc la condition qui se prête le mieux à l'étude propre de l'élasticité de contraction.

Quand cette étude sera terminée, rien ne sera plus facile que d'en tirer les lois de l'élasticité de contraction considérée toujours en elle-même, mais à l'*état dynamique*.

Article 1er. — De l'élasticité musculaire considérée en elle-même dans le cas de contraction statique (soutien d'une charge à une hauteur fixe).

Qu'y a-t-il de fondamental dans le mécanisme apparent du muscle ? Deux points seulement : 1° le muscle

change de longueur; 2° en accomplissant ce changement et, suivant qu'il se raccourcit ou qu'il s'allonge, le muscle entraîne ou suit des charges plus ou moins considérables. Puisque nous admettons que tout le secret de ce mécanisme réside dans la création de l'*élasticité de contraction*, nous devons, pour arriver à le connaître, étudier l'élasticité active, tant au point de vue de l'influence qu'exerce sur cette propriété le degré de raccourcissement déterminé dans le muscle par la contraction, qu'au point de vue de l'influence de la charge.

L'étude de ces deux points va nous faire constater de suite la parfaite simplicité que le concept de l'*élasticité de contraction* introduit dans la mécanique du muscle. Non seulement les lois fondamentales de cette propriété nous apparaîtront comme étant de nature à être démontrées expérimentalement, mais nous verrons qu'elles se prévoient à l'avance et peuvent être affirmées *a priori*. Il s'agit ici, en effet, d'une simple question de mécanique statique, dans laquelle il suffit de faire intervenir les principes élémentaires de l'équilibre des forces.

§ 1er. — La force élastique du muscle en contraction statique, d'après l'équilibre établi entre cette force élastique et le poids soutenu par le muscle.

Ainsi, en état de contraction permanente et soutenant un poids donné, petit ou grand, le muscle représente une force élastique, qui fait équilibre au poids soutenu; ce poids donne donc nécessairement la mesure de la

force élastique qui lui est opposée. Voilà qui ne saurait être contesté.

Supposons maintenant que ce muscle supporte des *poids différents*, en conservant toujours le *même degré de raccourcissement*, pendant sa contraction permanente; les mêmes principes élémentaires, sur l'équilibre des forces, nous imposent l'obligation d'admettre que la force élastique du muscle varie en même temps et de la même manière que les poids supportés. Donc, si les poids croissent comme les nombres 1, 2, 3, 4, etc., l'*élasticité de contraction* croîtra également comme ces nombres 1, 2, 3, 4, etc. Naturellement, nous considérons purement et simplement le cas où les poids chargés d'équilibrer la force élastique musculaire ne dépassent point la capacité du muscle à créer cette force élastique.

Ainsi, un premier point est établi, c'est que l'*élasticité de contraction, envisagée en elle-même, à l'état statique, en dehors de toute production de travail mécanique extérieur, a pour mesure les poids auxquels cette force élastique fait équilibre, par conséquent croît ou décroît avec et comme ces poids.*

Cette proposition peut être représentée graphiquement au moyen d'un schéma (fig. 1). On y a figuré, en série croissante, dix changements de charge, par des colonnes *b*, striées longitudinalement, flanquées chacune, à droite, de la colonne vide *c*, représentant la la valeur de l'*élasticité* qui correspond à la charge. L'égalité de celle-ci et de celle-là saute aux yeux, de même que la progression arithmétique régulière de

l'accroissement de l'élasticité, en fonction de la charge. A gauche de chacun des dix groupes, la colonne pleine *a* indique la valeur uniforme du raccourcissement.

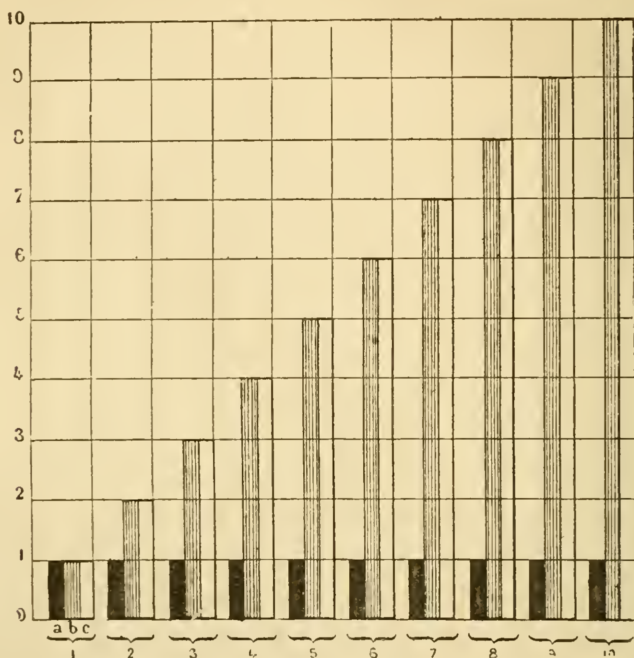


Fig. 1. — *Schéma destiné à montrer les rapports de l'élasticité statique avec la charge soutenue par le muscle. — Raccourcissement musculaire constant. Charge variable.*

La succession des charges croissantes est indiquée sur l'axe des abscisses; la valeur de ces charges et de l'élasticité correspondante, sur l'axe des ordonnées.

a, raccourcissement musculaire.

b, charge soutenue.

c, force élastique faisant équilibre à la charge.

Nous avons supposé, jusqu'à présent, le cas où le muscle conserverait toujours la même longueur, c'est-à-dire serait affecté, pendant sa contraction permanente,

du même degré de raccourcissement. Mais il est évident que, si cette égalité dans les conditions du raccourcissement n'existait pas, l'équilibre entre la force élastique du muscle et le poids qu'elle supporte ne s'en éta-

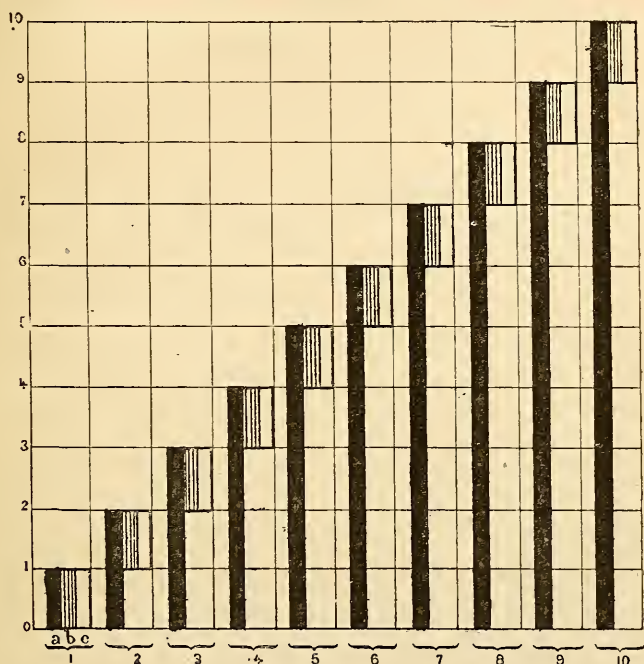


Fig. 2. — *Schéma provisoire destiné à montrer les rapports de l'élasticité statique effective avec le raccourcissement musculaire. — Charge constante. Raccourcissement variable.*

a, raccourcissement musculaire.
b, charge soutenue.
c, force élastique qui fait équilibre à la charge.

blirait pas moins de la même manière. Celui-ci — le poids — donnerait toujours la mesure de l'élasticité de contraction. Par exemple, la contraction statique faisant équilibre à un poids 1 développera la même force élas-

tique, égale à 1, dans toutes les conditions du raccourcissement du muscle, que celui-ci soit au début de sa contraction, ou à la fin, ou dans n'importe quelle position intermédiaire.

Donc, *l'élasticité effective créée par la contraction statique est identiquement la même, quel que soit le degré de raccourcissement du muscle, si le poids soutenu reste le même.*

Grâce au schéma (fig. 2), la représentation graphique de cette dernière proposition sera tout aussi facile que celle de la première. Dix changements de longueur du muscle, déterminés par des raccourcissements se prononçant de plus en plus, en série croissante régulière, sont figurés au moyen des colonnes pleines *a*, placées les unes à côté des autres. Chacune est accompagnée, en haut et à droite, d'une colonne striée longitudinalement, *b*, indicatrice de la *charge*, et d'une colonne vide, *c*, donnant la valeur de l'*élasticité*. Or, on constate que cette force élastique ne varie pas, quel que soit le degré du raccourcissement musculaire. Elle se montre donc exclusivement fonction de la charge. D'où il apparaît que le raccourcissement musculaire, l'un des caractères fondamentaux de la contraction, n'a pas d'influence directe sur la force statique que cette contraction développe pour faire équilibre à la charge.

Il *apparaît* qu'il en est ainsi, mais nous allons voir que cette apparence n'est pas d'accord avec la réalité.

§ 2. — L'équilibre établi entre la force élastique du muscle et le poids soutenu ne révèle pas l'élasticité totale développée par la contraction. — Élasticité effective. — Élasticité réelle.

Toute rigoureuse que semble la précédente conclusion, elle n'en montre pas moins un certain caractère paradoxal, dont l'examen va justement nous mettre sur la voie d'une connaissance plus approfondie de l'élasticité musculaire. Cet examen nous permettra en effet d'introduire, dans l'explication du mécanisme du muscle, un principe nouveau, qui simplifie la théorie de ce mécanisme, et en éclaire certaines parties encore obscures.

Il est mathématiquement impossible que l'élasticité présente ou effective d'un muscle ne soit pas uniforme dans tous les cas considérés ci-dessus, où le muscle soutient un poids égal, tantôt au commencement, tantôt au milieu, tantôt à la fin du raccourcissement musculaire que détermine une contraction de plus en plus prononcée. Mais il ne s'ensuit pas que les conditions du muscle, au point de vue de la possession de l'élasticité, soient absolument identiques dans tous ces cas. Et, en effet, l'*élasticité effective*, mise en évidence et mesurée par la charge extérieure, n'est qu'une fraction de l'élasticité totale. Une partie de la valeur de l'élasticité réelle ne peut être décélée extérieurement par l'équilibre établi entre cette charge et la puissance contractile effective du muscle.

C'est à la démonstration de cette élasticité cachée,

latente, que nous devons nous attacher, en faisant intervenir le raisonnement et l'expérience. On en parlera parfois comme si elle avait une existence distincte, indépendante. Mais il n'y a là, bien entendu, qu'une fiction. Nous nous en aiderons peut-être pour attribuer sa véritable valeur à la force élastique du muscle plus ou moins raccourci par la contraction, et cette fiction sera abandonnée quand notre but aura été atteint.

a. *De l'état physique du muscle en contraction. — Résistance opposée à la contraction par les déplacements absolus ou relatifs de la substance musculaire.* — Jusqu'à présent, à propos du muscle contracté, il n'a été question que d'un seul des caractères de son état : le raccourcissement des faisceaux qui constituent l'organe. C'est qu'en effet ce caractère est celui qui intéresse particulièrement dans une étude de thermodynamique, parce que ce sont les changements de longueur du muscle qui déterminent la hauteur de soulèvement des charges, c'est-à-dire l'un des éléments essentiels du travail mécanique. Mais le raccourcissement du muscle s'accompagne d'un épaississement qui a bien aussi son importance. En somme, la contraction produit dans le muscle un changement de forme, qui est d'autant plus prononcé que cette contraction est plus complète. Il y a donc là des déplacements absolus ou relatifs de la matière musculaire, constituant une *résistance* à la contraction et entraînant, même quand celle-ci s'exécute *à vide*, une certaine dépense d'énergie, qui, pour le moment, est seulement signalée en passant. Naturel-

lement cette *résistance* à l'effet de la contraction croît avec l'étendue des déplacements de la matière musculaire, partant avec le raccourcissement du muscle. Il est légitime d'attribuer à cette résistance une valeur uniforme — quand le muscle se contracte à vide — pour chacun des degrés du raccourcissement, partant de donner à la croissance de ladite *résistance*, sous l'influence d'un raccourcissement musculaire régulièrement croissant, le caractère d'une progression arithmétique régulière.

b. *Influence de la charge sur la valeur du coefficient de la résistance opposée par la substance musculaire à l'effet de la contraction.* — Que si le muscle, au lieu de se contracter à vide, soulève ou soutient une charge, au moment où il subit les changements de forme déterminés par la contraction, les choses ne seront pas modifiées au fond, en ce qui concerne la *résistance* que ces changements physiques opposent à l'effet de la *puissance* contractile. Seulement le coefficient de la *résistance* s'élèvera en proportion de la valeur de la charge.

c. *Conséquence des considérations précédentes au point de vue de la constitution de la force élastique du muscle.* — Ainsi, quand un poids est soutenu par un muscle en contraction, la *puissance* contractile fait équilibre *extérieurement* au poids soutenu, *intérieurement* à la *résistance* opposée par la matière musculaire à sa déformation, *résistance* croissant avec le raccourcissement et dont la valeur est aussi en rapport avec celle de la

charge. C'est cette *résistance intérieure* qui donne la vraie mesure de la *force élastique totale*, cette force étant nécessairement représentée par l'effort que le muscle, tendu par la charge, est obligé de faire pour maintenir les molécules de son tissu dans le nouvel état d'équilibre provoqué par le raccourcissement.

d. *Principe d'une démonstration des vues exposées ci-dessus.* — Si ces vues sont exactes, il doit être facile de s'en assurer par l'expérience. Et, en effet, dans le muscle raccourci pour soutenir une charge, on peut, en ajoutant des poids supplémentaires, détruire l'équilibre primitif établi entre l'*élasticité* du muscle et la *résistance* qu'oppose son tissu à son changement de forme. Sous cette addition de poids, le muscle s'allonge et revient bientôt à son raccourcissement minimum. Or, nous verrons que la charge supplémentaire qu'il faut ajouter au muscle, pour ramener ainsi les molécules du tissu musculaire à leur position première et reconstituer un nouvel état d'équilibre, est proportionnelle à la fois à la charge et au raccourcissement primitifs. L'élasticité cachée dans le muscle contracté devient ainsi apparente : elle se mesure par la valeur de la surcharge équilibrée après l'allongement musculaire. En somme, cette élasticité est mise en évidence par les caractères de l'*extensibilité musculaire*, qu'il nous faut étudier maintenant.

e. *Méthode et instrumentation.* — Les expériences peuvent être entreprises sur l'homme, en utilisant, à

l'exemple de Donders et van Mansvelt (1), les fléchisseurs de l'avant-bras, soutenant, par l'intermédiaire de leur complexe levier osseux, les poids qu'on a à faire intervenir.

Une disposition très favorable recommande l'utilisation de ces muscles. Si l'on suppose le bras placé et fixé

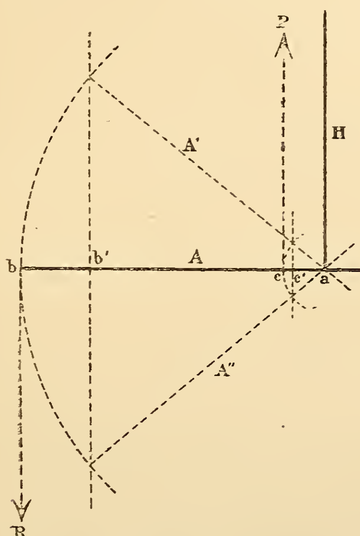


Fig. 3. — *Le levier antibrachial.*

dans une position qui en assure la verticalité, le biceps — pour ne parler que du muscle principal — parallèle à l'humérus, agira toujours directement de bas en haut, c'est-à-dire dans la même direction que la pesanteur, mais en sens inverse. C'est également dans cette direction, mais dans le même sens que la pesanteur, qu'un

(1) *Over de elasticität der spieren*, 1863.

poids soutenu par la contraction des deux fléchisseurs exercera son action, s'il est suspendu librement à l'extrémité et sur la ligne axiale de l'avant-bras. En sorte que les deux forces, appliquées au levier de l'avant-bras et se faisant équilibre, agissent toujours à très peu près dans la même direction et restent constamment proportionnelles entre elles, quelle que soit la position qu'affecte le levier. La construction géométrique représentée figure 3 le démontre : H est l'humérus; A, le levier antibrachial formant un angle droit avec l'humérus, c'est-à-dire tenu en position horizontale; P la ouissance principale (biceps); R la résistance ou le poids soutenu. On voit ce que deviennent les deux facteurs de l'équilibre si le levier, au lieu de rester horizontal, est fléchi ou étendu en formant avec sa direction horizontale primitive un angle de même valeur, comme dans les positions A′ et A″. Il est facile de constater, au simple aspect de la figure, que l'équilibre des deux forces n'a été en rien modifié. Dans les trois cas, les moments des forces sont égaux. Le rapport $\frac{ac}{ab}$ est égal, en effet, au rapport $\frac{ac'}{ab'}$ et ce dernier rapport exprime aussi bien le cas de la position A′ que celui de la position A″.

Voilà qui fait voir que les expériences démonstratives des lois de l'élasticité de contraction peuvent être exécutées, avec une certaine précision, sur les muscles de l'homme physiologique, quoique les forces mises en conflit dans ces expériences agissent nécessairement l'une sur l'autre par l'intermédiaire de leurs leviers osseux.

Malheureusement, ces expériences rencontrent des conditions défavorables qu'il n'est pas possible d'écarter. Une surtout doit être signalée, c'est la multiplicité des agents musculaires qui concourent à la flexion de l'avant-bras. Outre les deux fléchisseurs spéciaux, il intervient encore d'autres muscles, surtout le long supinateur et les deux radiaux externes. Or les conditions mécaniques de ces auxiliaires ne restent pas à peu près immuables comme celles du biceps. Le brachial antérieur lui-même est soumis à cette variabilité. Suivant le degré de flexion, l'action de ces muscles est plus ou moins favorisée. D'où l'indication d'éviter les écarts trop considérables de flexion de l'avant-bras, si l'on veut que les expériences donnent des résultats comparables.

Pour l'exécution des expériences, une installation fort simple permet de réaliser les conditions matérielles nécessaires au succès.

1° Le sujet est assis sur un siège reposant sur un plateau, dans lequel est implantée solidement une colonne, qui sert d'appui à la face postérieure du bras.

2° A cette colonne est fixée une tige horizontale pouvant avancer et reculer, et supportant un arc de cercle divisé en degrés, pour la détermination des positions de l'avant-bras.

3° Il faut donc que l'articulation du coude réponde exactement au point de centre de cet arc. Pour cela, on fait intervenir le mouvement horizontal de la tige; de plus, le siège sur lequel s'assied le sujet d'expérience est plus ou moins élevé.

4° Enfin, une armature spéciale, appliquée à l'avant-

bras et prolongée par une tige-aiguille se promenant sur le cadran, porte un système d'accrochage, pour les poids, sur la ligne axiale de l'avant-bras, un peu en avant de la main. Cette armature maintient l'avant-bras et la main en supination, position dans laquelle l'intervention des muscles auxiliaires des fléchisseurs est réduite au minimum.

f. *Expériences sur l'extensibilité que le muscle doit à l'élasticité qu'il possède en état de contraction fixe.* — Pour ces expériences, il faut se servir d'un sujet intelligent, exercé à soutenir des charges variées, à une hauteur presque constante, pendant quelques instants, sans que sa vue soit *directement* appliquée au maintien de la fixité de la contraction et de l'élasticité musculaire qui en résulte. On cache en même temps au patient les manœuvres qui mettent en jeu l'extensibilité. Ou bien, ce sont ces dernières seulement que l'on dérobe à son attention, pendant que son œil reste fixé sur la division du cadran où l'aiguille indicatrice doit être maintenue par la contraction avant l'addition de la surcharge. Il y a des sujets qui réagissent plus régulièrement avec ce dernier procédé.

Supposons le sujet disposé comme il a été dit et l'avant-bras fléchi sous un angle égal à 90°, en soutenant un poids de 500 grammes. On ajoute un nouveau poids de 500 grammes. Ce doublement de la charge produira, dans les fléchisseurs, un allongement dont la valeur relative sera indiquée par la course de l'aiguille indicatrice sur le cadran. Soit un allongement corres-

pondant au sinus d'un arc de 10 degrés : ce sera encore le même allongement qui se manifestera, si l'on répète l'expérience avec un autre angle de flexion plus ou moins ouvert que le premier, en admettant l'exactitude de notre hypothèse sur l'uniformité de la résistance opposée par les éléments musculaires au raccourcissement de la contraction, dans chaque unité de ce raccourcissement (*voir à la page* 19). Il y a là un premier indice de l'existence d'une force élastique qu'on fait apparaître, avec une valeur toujours égale à elle-même, par la disparition d'une partie, également toujours égale, du raccourcissement musculaire. *Avant* l'allongement déterminé par la surcharge, la force élastique du muscle équilibrait seulement une charge de 500 grammes. *Après* l'allongement, le muscle soutient 1000 grammes. Donc l'arrangement des éléments musculaires qui a été détruit par cet allongement représente une force élastique capable de faire équilibre à un poids de 500 grammes.

Par cet exemple, en quelque sorte théorique, on se rend compte des conditions fondamentales et de l'interprétation des expériences d'où l'on veut tirer, par l'étude de l'extensibilité du muscle contracté, la démonstration de la vraie valeur de l'élasticité qu'il possède. Mais il faut passer de la théorie à la pratique et obtenir, de ces expériences, des faits très précis.

Avec un peu d'habitude de la part du sujet, comme de la part de l'expérimentateur, et en évitant toutes les causes de perturbation, comme celles tenant à la fatigue, etc., on reproduit ces faits d'une manière assez régulière. Un seul point du manuel opératoire est assez

délicat; c'est l'addition du poids supplémentaire. Pour effectuer cette addition sans produire une secousse trop brusque, qui troublerait les résultats, ce poids supplémentaire est rattaché d'avance à la charge constante, par une mince et flexible cordelette. Soutenu par la main de l'expérimentateur, il est abaissé jusqu'à ce que la cordelette forme une droite verticale et soit ainsi toute prête à éprouver la tension du poids; celui-ci est alors abandonné à lui-même sans trop de soudaineté et, en descendant, opère régulièrement l'allongement du muscle.

Dans toutes ces expériences, je me suis astreint à faire usage de raccourcissements musculaires qui portaient la flexion de l'avant-bras, tantôt en deçà, tantôt au delà de l'angle droit. Les limites extrêmes entre lesquelles se mouvait le levier antibrachial avaient pour mesure un arc de 40 degrés, décrit par fractions de 10 degrés, pour obtenir les divers raccourcissements nécessaires aux comparaisons demandées à l'expérience. L'avant-bras passait ainsi de l'angle — 20° aux angles — 10°, 0°, + 10°, + 20°, ou inversement, l'angle 0° répondant à l'angle droit. Les arcs décrits étant ainsi groupés près d'un rayon horizontal, le raccourcissement musculaire pouvait être considéré comme proportionnel à ces arcs, sinon presque aussi exactement qu'à leurs sinus, du moins avec une approximation suffisante. Il y a avantage à rappeler ce groupement dans la notation employée pour la désignation des angles de flexion de l'avant-bras. Dans mon exposition, on trouvera presque toujours les déplacements de ce dernier ainsi rapportés

à la direction horizontale, comme repère ou point de départ. Du reste, si l'on tient à connaître la valeur absolue des angles de flexion affectés par l'avant-bras dans mes expériences, on saura bien retrouver, sous les étiquettes conventionnelles d'angles — 20°, — 10°, 0°, + 10°, + 20°, les angles réels de 70°, 80°, 90°, 100°, 110 degrés.

Dans l'exemple consacré à l'exposition du manuel expérimental, j'ai supposé que l'avant-bras, supportant un poids de 500 grammes, s'abaissait de 10 degrés sous la traction d'une surcharge de 500 grammes. C'est là, en effet, l'allongement moyen que j'ai assez communément observé, dans ces conditions, sur le sujet qui a servi au plus grand nombre de mes expériences. Mais au début des opérations, l'arc décrit n'était guère que de 7 à 8 degrés, et, quand elles se prolongeaient tant soit peu, l'abaissement de la charge allait, par suite de la fatigue musculaire, jusqu'à 11, 12 degrés et même au delà. Il est vrai que le sujet en question avait été choisi parce qu'une convalescence de grave influenza lui créait des loisirs : il n'était guère vigoureux. Avec les sujets forts et robustes, l'allongement musculaire est incomparablement moins prononcé. Je ne m'attacherai pourtant qu'aux résultats, d'ailleurs très réguliers, obtenus avec le premier sujet.

Je ne saurais mieux faire, pour exposer les faits constatés dans mes expériences sur ledit sujet, que de reproduire les graphiques à l'aide desquels j'ai non seulement synthétisés, mais encore systématisés ces faits. On exagère, sans doute, par cette systématisation, la

régularité de la manifestation des phénomènes; mais l'exposition en est rendue plus simple.

Une seule cause empêche, du reste, les résultats réels de s'identifier toujours exactement avec les lois théoriques que l'hypothèse admise sur la constitution de l'élasticité musculaire permet de prévoir : c'est que les conditions qui favorisent la fatigue et qui diminuent ainsi la résistance du muscle à l'allongement, sous la traction des surcharges, s'exagèrent à mesure que l'organe, en se contractant, approche de son raccourcissement extrême, ou quand il supporte de lourdes charges.

Toutefois, cette influence perturbatrice ne se fait jamais sentir, dans les expériences bien faites au point de modifier très notablement les caractères de l'allongement du muscle par la mise en jeu de son extensibilité ; et, d'autre part, ces caractères, avec des écarts modérés dans la valeur des charges ou des raccourcissements étudiés, se manifestent toujours tels qu'ils se présentent dans les graphiques simplifiés où je les ai figurés.

Ces graphiques ont été groupés méthodiquement dans la figure 4. Ils parlent suffisamment aux yeux et pourraient se passer de commentaires. Il convient pourtant d'en faire ressortir la signification.

Expériences n° 1 A (fig. 4). — Dans ces expériences, on a étudié l'influence exercée sur l'allongement musculaire par les variations du raccourcissement de la contraction fixe, la charge soutenue et la surcharge restant constantes. Ces expériences ont inspiré toutes les autres et en contiennent en germe les principaux

enseignements. Aussi ce sont celles qui ont été le plus souvent répétées, pour mettre à l'abri de toute erreur d'observation les résultats fondamentaux qu'elles ont donnés.

Ces expériences ont consisté à fléchir l'avant-bras successivement aux angles — 20°, — 10°, 0°, + 10°, + 20°, en soutenant un poids de 500 grammes et à observer l'allongement déterminé par l'addition d'une surcharge égale. Dans tous les cas, l'abaissement du levier antibrachial a été de 10°. Donc *quand un muscle soutient une même charge, si son état de raccourcissement est plus ou moins prononcé, il n'en éprouve pas moins toujours le même allongement sous l'influence de la même surcharge.* C'est dire qu'on fait toujours naître de ce même allongement la même *élasticité effective.*

Expériences n° 1 B (fig. 4). — Dans cette série, il n'y a que la charge primitivement soutenue qui conserve sa même valeur. Le raccourcissement musculaire se prononce de plus en plus, par accroissements réguliers parfaitement égaux. Or, pour le faire disparaître, sous l'influence d'une surcharge, il faut donner à celle-ci une valeur exactement proportionnelle à celle du raccourcissement primitif. Ainsi, dans le schéma, le muscle pris d'abord à la limite inférieure assignée à la course totale et raccourci comme 10 (de — 20° à — 10°), en supportant un poids de 500 grammes, perd ce raccourcissement et ramène l'avant-bras de — 10° à — 20°, quand, à la charge primitive, on ajoute une charge additionnelle de 500 grammes. Or, lorsque le raccour-

cissement primitif passe de 10 degrés à 20, 30, 40 degrés c'est-à-dire devient double, triple, quadruple, pour le faire disparaître, la charge additionnelle doit être elle-même doublée, triplée, quadruplée.

Le fait mis en lumière par cette expérience est très net : *En accroissant la surcharge proportionnellement au raccourcissement du muscle, celui-ci s'allonge dans la même proportion.*

Autrement dit, *l'élasticité qu'on peut rendre sensible dans un muscle, en état fixe de contraction statique, est proportionnelle au degré de raccourcissement de l'organe.*

C'est tout particulièrement cette démonstration qui nous intéresse dans cette étude sur l'extensibilité du muscle contracté; les résultats obtenus dans les expériences relatives à ce point prouvent, en effet, directement ce que nous cherchons à établir, à savoir que *l'élasticité réelle du muscle raccourci par une contraction est proportionnelle au raccourcissement.*

Dans les deux séries d'expériences dont il vient

EXPLICATION DE LA FIGURE 4. — *Détermination de la véritable valeur de l'élasticité engendrée par la contraction musculaire, d'après les graphiques résumant et systématisant les résultats des expériences sur l'allongement que le muscle chargé, en état de contraction statique, éprouve sous la traction d'une surcharge.*

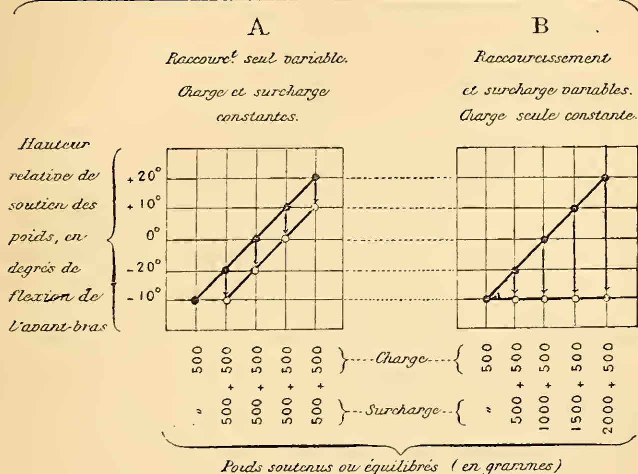
N° 1. — *Influence des variations du raccourcissement du muscle contracté.*

N° 2. — *Influence des variations des poids (charge et surcharge) soutenus ou équilibrés par la contraction du muscle.*

Les gros points pleins indiquent les positions données à la charge par le raccourcissement de la contraction.

Les gros points vides indiquent les positions prises par la charge après l'addition de la surcharge et l'allongement musculaire qui en résulte.

N° 1



N° 2

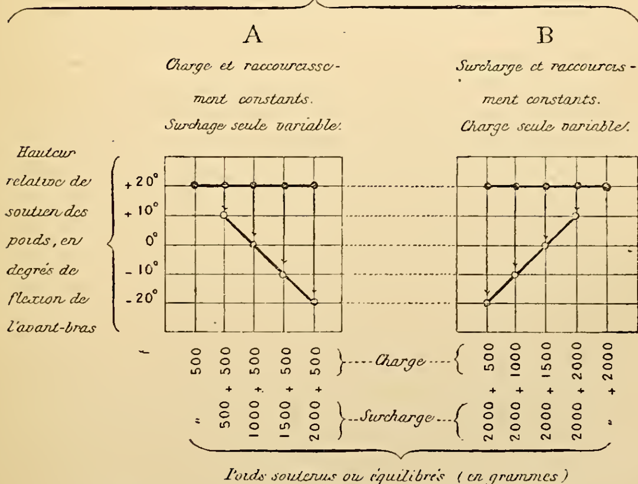


Fig. 4. — (Voir la légende page en regard.)

d'être question, ce qui a été surtout étudié, c'est l'influence des variations du raccourcissement du muscle contracté. Les deux séries suivantes ne s'occupent que de l'influence des variations des poids équilibrés par l'élasticité musculaire.

Expériences n° 2 A (fig. 4). — Les conditions de ces expériences sont telles que la surcharge seule varie. Le raccourcissement du muscle et la charge qu'il équilibre conservent toujours la même valeur. Il était présumable, d'après les expériences de la série n° 1, que l'allongement musculaire déterminé par la surcharge serait proportionnel à la valeur de celle-ci. C'est effectivement ce qui a été constaté. Le muscle s'allonge d'autant plus que le poids additionnel est plus considérable. C'est un fait qui s'ajoute aux précédents pour confirmer les propositions qu'on en a déduites et qui permet d'en formuler une autre : *L'allongement des muscles fixés dans un certain état constant de contraction statique, pour soutenir une charge donnée, est proportionnel à la valeur de la surcharge qui provoque l'allongement.*

Cette proposition confirme les preuves précédentes sur l'existence de l'élasticité dissimulée dans l'état de raccourcissement du muscle.

Expériences n° 2 B (fig. 4). — Nous connaissons maintenant le rôle rempli, dans les manifestations expérimentales de l'élasticité virtuelle, par le degré de raccourcissement du muscle et par la surcharge diminuant ou faisant cesser ce raccourcissement. Il ne nous

reste plus qu'à démontrer l'influence que la charge soutenue par le muscle raccourci exerce sur le *quantum* de l'élasticité réelle. Dans les expériences n° 2 B, on a donc fait varier la charge, la surcharge et le raccourcissement de la contraction restant constants. Ainsi, le raccourcissement musculaire est établi constamment à + 20°; la surcharge possède invariablement la valeur de 2000 grammes, et la charge commence à 500 grammes, pour devenir égale, successivement, à 1000, 1500, 2000 grammes. Comme on pouvait s'y attendre, avec la charge de 500 grammes, la surcharge a produit un allongement musculaire de 40°, c'est-à-dire a amené le point d'application de la charge et de la surcharge à la position — 20°. Puis à fur et mesure que la charge s'est accrue, l'allongement causé par la surcharge a décru : il s'est réduit successivement à — 10°, 0° et + 10° (1). La marche de l'allongement est donc précisément inverse à celle qu'on observe dans les expériences A de la même série. Comme les schémas sont rapprochés l'un de l'autre, cette marche inverse saute immédiatement aux yeux. Il est fort curieux et non moins important de constater cette différence radicale dans l'effet de l'accroissement total du poids soutenu par le muscle contracté, suivant que l'accroissement est le fait de la surcharge ou celui de la charge. Cette

(1) C'est dans ce cas que se fait le plus sentir l'influence de la fatigue résultant de la lourdeur des poids soutenus. En réalité, l'allongement musculaire décroît moins vite que ne s'accroît la valeur de la charge primitive. Mais néanmoins la courbe conserve toujours son même caractère ascensionnel et sa même signification.

différence s'explique, du reste, très bien et renferme la démonstration d'une des lois fondamentales que les présentes expériences avaient pour but d'établir : *L'allongement déterminé par une même surcharge, dans un muscle qui soutient successivement des charges différentes, est inversement proportionnel à la valeur de ces charges.*

D'où l'on déduit cette autre proposition, d'après les relations ci-devant établies entre la force élastique du muscle avant son allongement par un poids additionnel et celle qu'il possède après cet allongement :

L'élasticité réelle qui est contenue dans le muscle contracté et que l'on peut mettre en évidence par les surcharges est proportionnelle aux charges qu'équilibre le muscle raccourci.

Donc, *la charge, mesure de la force élastique apparente ou effective des muscles en état fixe de contraction statique, représente un coefficient par lequel on doit multiplier le raccourcissement de ces organes pour obtenir la valeur totale de leur élasticité de contraction.*

Voilà où aboutissent l'exposition et l'interprétation des résultats de mes expériences, sur l'élasticité réellement contenue dans l'état de raccourcissement du muscle en contraction statique, et sur la loi qui préside à la création de cette élasticité.

g. *Application des résultats précédents à la rectification de la formule et du schéma ci-devant proposés, relativement à l'influence du raccourcissement musculaire sur la création de l'élasticité de contraction.* — C'est

donc, en somme, le raccourcissement musculaire qui joue le principal rôle dans la création de l'élasticité de contraction, puisque cette création s'effectue dans le muscle qui se contracte à vide tout aussi bien que dans le muscle chargé. Tout d'abord, le soutien de la charge a été présenté comme l'indice unique de l'existence et de la valeur de l'élasticité musculaire ; la charge apparaissait comme le seul agent capable de modifier la constitution de cette élasticité ; aucune des variations du raccourcissement du muscle ne semblait avoir le pouvoir d'influer sur sa force élastique. Maintenant nous savons que la charge n'est, au fond, qu'un coefficient qui multiplie la force élastique créée par le raccourcissement de la contraction. C'est ce dernier qui est le facteur essentiel de l'élasticité musculaire. La proposition provisoire que nous avons formulée ci-devant (page 16), sur l'inaptitude des variations du raccourcissement à modifier la valeur de l'élasticité créée par l'état de contraction, ne s'applique qu'à la manifestation extérieure de cette propriété dans l'équilibration de la charge. Donc le schéma (fig. 2) qui reproduit graphiquement cette proposition est inexact ou, mieux, incomplet. L'élasticité n'y est pas figurée avec sa véritable valeur. Ainsi, la force élastique est représentée, dans ce schéma, avec une valeur uniforme, déterminée par celle de la charge, pour tous les degrés de raccourcissement du muscle (voir fig. 5 partie A reproduisant exactement la figure 2). Mais les faits qui viennent d'être exposés nous apprennent que cette uniformité de la valeur de l'élasticité du muscle en con-

traction statique n'est qu'une apparence. Quoique la

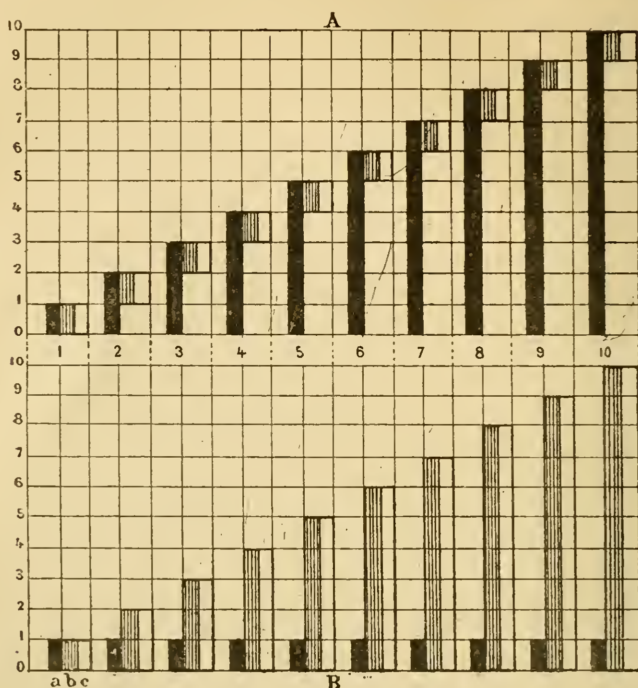


Fig. 5. — *Schéma montrant comment l'élasticité totale contenue dans le muscle contracté, devient apparente quand disparaît le raccourcissement de la contraction, sous l'influence de surcharges proportionnelles à ce dernier.*

En A, la puissance élastique du muscle est figurée avec une valeur uniforme, égale au poids qu'elle équilibre.

En B, la valeur réelle de la puissance élastique développée par le raccourcissement de la contraction est rendue évidente par l'addition de poids supplémentaires, proportionnels au raccourcissement et ramenant invariablement celui-ci à l'unité.

Les raccourcissements primitifs du muscle (en A) et les surcharges (en B) qui les font disparaître ou plutôt les ramènent à l'unité, en rendant évidente une quantité proportionnelle d'élasticité effective, croissent régulièrement de 1 à 10.

Dans chaque groupe de colonnes indicatrices, *a* représente le raccourcissement de la contraction, *b* la charge soutenue, *c* l'élasticité musculaire.

résistance équilibrée par la puissance musculaire reste la même dans les dix états de raccourcissement du muscle qui sont marqués sur le schéma, cette puissance change avec ces états de raccourcissement : sa valeur augmente graduellement à mesure que le raccourcissement s'accentue davantage. Nous venons de voir comment on le démontre. Cette démonstration, appliquée au cas présent, est rendue évidente par la partie B de la figure 5, laquelle se superpose exactement à la partie A. Le raccourcissement musculaire, graduellement croissant, dans cette partie A, est, dans la partie B, invariablement ramené à l'unité, par l'addition de surcharges de valeur proportionnelle audit raccourcissement; et alors, on voit, pendant que les colonnes du raccourcissement prennent ainsi la valeur uniforme de l'unité, s'élever graduellement les colonnes de la force élastique du muscle. Ainsi se trouve rendue sensible aux yeux la valeur réelle de l'élasticité acquise par le muscle, auquel on imprime un raccourcissement de plus en plus prononcé, sans modifier la valeur de la charge qu'il soutient.

En définitive, plus le muscle se raccourcit, qu'il soit ou non chargé préalablement, plus sa contraction est énergique, plus elle engendre d'élasticité, plus forte est la charge qu'il devient capable d'équilibrer, après s'être allongé sous la traction de cette charge proportionnellement à la valeur de celle-ci.

Nous voici donc en mesure de construire le vrai schéma de l'influence du degré de raccourcissement du muscle sur la valeur de l'élasticité créée par l'état de

contraction statique. Ce schéma est représenté dans la figure 6, qu'on trouvera ci-après. Il montre cette fois que, *si la charge ne varie pas, le muscle acquiert, dans l'état de contraction, une force élastique proportionnelle au raccourcissement que la contraction lui imprime.*

h. *Expériences antérieures sur l'allongement que le muscle en contraction éprouve sous la traction des charges.* — Je me suis défendu à l'avance (voir la note page 3) d'entrer dans les discussions auxquelles la question de l'élasticité musculaire a donné lieu et dont elle continue d'être l'objet. Ces discussions n'importent guère, en effet, à l'étude toute spéciale qui est faite ici. Néanmoins, à ce dernier point de vue, le sujet appelle de très brèves réflexions.

On remarquera d'abord que mes expériences ne sont guère autre chose qu'une forme particulière de celles par lesquelles on a déjà étudié l'*extensibilité* musculaire : expression qui désigne très bien la propriété qu'une addition de charge change en élasticité effective.

Cette définition montre que j'ai pris parti sur la distinction à établir entre l'*extensibilité* et l'*élasticité*. Ce ne sont pas là à coup sûr des choses différentes. Mais elles ne sont pas non plus absolument identiques. L'*élasticité* est un tout et l'*extensibilité* seulement une partie de ce tout. Ainsi, le caoutchouc est *élastique*, non pas seulement parce qu'on peut l'*étendre* en le soumettant à une traction, mais encore parce qu'après avoir été *étendu*, si la traction cesse, il est capable de revenir de lui-même

exactement à ses dimensions premières. C'est cette aptitude qui est la caractéristique de l'*élasticité*. Et si la traction ne cesse pas, si le caoutchouc reste *étendu*, il manifeste l'*élasticité* qui lui a été communiquée par l'*extension* en soutenant, bien exactement équilibrées, les charges qui ont provoqué son *extension* ou son *allongement*. Évidemment, il en va tout à fait de même pour le muscle en état de contraction statique.

Sans doute, cette explication paraîtra superflue. On aurait certainement compris le sens qui, sous ma plume, s'attache à ces différents mots. J'ai préféré toutefois ne laisser planer aucune incertitude sur ma manière de les entendre, étant donné le désaccord qui règne encore à ce sujet entre les auteurs qui, depuis Ed. Weber, ont fait des expériences sur l'élasticité musculaire.

Autre remarque :

Mes expériences peuvent être rapprochées de celles de Donders et van Mansvelt, dont elles sont, en quelque sorte, la contre partie. Mais il ne faut pas les comparer à celles qui ont été faites dans des conditions extra-physiologiques, sur des muscles de grenouille, isolés de leurs points d'attache et auxquels la traction des charges pouvait imprimer un allongement exagéré, dépassant de beaucoup les limites de l'état physiologique.

D'après ces dernières expériences, le graphique de l'allongement musculaire, sous l'influence de charges régulièrement croissantes, représente une hyperbole (Voir particulièrement J. Marey, *Du Mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 284). D'après les expériences

faites sur l'homme, ce graphique formerait une droite. La différence s'explique par celles des conditions expérimentales. Il est parfaitement exact que les caractères attribués par Wertheim à l'élasticité des tissus animaux se retrouvent dans le muscle en contraction, quand cette propriété est étudiée sur l'organe isolé; l'allongement du muscle ne suit pas alors la progression des charges; d'abord considérable, cet allongement se restreint de plus en plus, jusqu'au point où la charge dépasse la force de résistance du muscle. Mais il en est autrement quand on étudie l'élasticité de contraction dans les conditions normales de la fonction musculaire, alors que les changements de longueur du muscle sont nécessairement maintenus dans des limites relativement restreintes. C'est le cas des expériences sur le biceps de l'homme. Or, dans ce cas, l'élasticité de contraction semble se présenter avec tous les caractères de celle du caoutchouc.

En résumé, les expériences exécutées sur l'homme physiologique prouvent clairement ce que nous voulions démontrer :

1° Sans modification de l'excitation nerveuse initiale exercée par les centres psychiques (1), les muscles fléchisseurs de l'avant-bras, raccourcis par une contraction

(1) Ceci ne veut pas dire que l'excitation primitive ne soit jamais modifiée. Il peut y avoir et il y a certainement, dans telles conditions déterminées, des modifications automatiques reglées *par action réflexe*. Autrement — on s'en convaincra plus loin — les caractères de l'extensibilité du muscle de l'homme devraient se rapprocher plutôt de ceux des tissus morts que de ceux du caoutchouc.

volontaire, acquièrent, si une traction fait cesser tout raccourcissement, une nouvelle force élastique effective proportionnelle au raccourcissement détruit, laquelle se traduit *extérieurement* par l'équilibration de la surcharge qui a opéré la traction et l'allongement du muscle.

2° Cette traction et cet allongement ne créent point, à proprement parler, de force élastique. Ils rendent seulement apparente celle qui était contenue dans le muscle raccourci par la contraction primitive.

3° Ces constatations permettent d'établir la véritable formule de la loi de la création de l'élasticité active du muscle, pendant la contraction statique : *l'élasticité créée est proportionnelle non seulement à la charge soutenue, mais encore au degré de raccourcissement du muscle.*

§ 3. — Schémas de la constitution de l'élasticité musculaire, a l'état statique, montrant l'influence respective du raccourcissement musculaire, qui crée l'élasticité, et de la charge soutenue, qui en détermine le coefficient, dans les diverses conditions ou cette influence respective peut être envisagée.

Nous aurons à tirer un parti considérable des résultats des recherches qui viennent d'être exposées, sur le rôle respectif du degré de raccourcissement du muscle et de la valeur de la charge, dans la constitution de l'élasticité musculaire à l'état statique. Il importe donc de formuler nettement les propositions qui découlent de de la précédente étude, en s'aidant du mode de représentation graphique déjà employé. Il importe aussi de dis-

tinguer entre les diverses conditions dans lesquelles l'influence respective du raccourcissement et de la charge peut s'exercer sur la constitution de l'élasticité musculaire.

Trois cas peuvent se présenter. Exposons-les successivement.

a. Premier cas. — *La charge est constante ; le raccourcissement musculaire seul varie.* — C'est le cas le plus simple, celui qui nous met (fig. 6) en présence du schéma qui doit être substitué à celui de la figure 2, pour représenter la véritable influence des changements de raccourcissement du muscle sur la création de son état d'élasticité active.

Les différents raccourcissements, au nombre de 10, sont figurés par les colonnes pleines, *a*, que flanque, à droite, dans chaque groupe, la colonne *b* striée longitudinalement, représentant la charge, ainsi que la colonne de l'élasticité, *c*. Dans cette dernière colonne, la partie réservée en clair figure l'*élasticité effective*, c'est-à-dire la part d'élasticité rendue évidente par l'équilibration de la charge, par conséquent toujours égale à celle-ci. La distinction, toute théorique du reste, de cette part d'élasticité nous sera très utile dans les démonstrations ultérieures.

L'aspect de la figure suffit à exprimer les propositions suivantes :

1° *L'élasticité musculaire croît avec et comme le raccourcissement.*

2° *L'élasticité effective conserve une valeur constante*

équivalente à la charge, quelle que soit la valeur de l'élasticité totale déterminée par le degré du raccourcissement musculaire.

3° *Le rapport de l'élasticité effective à l'élasticité*

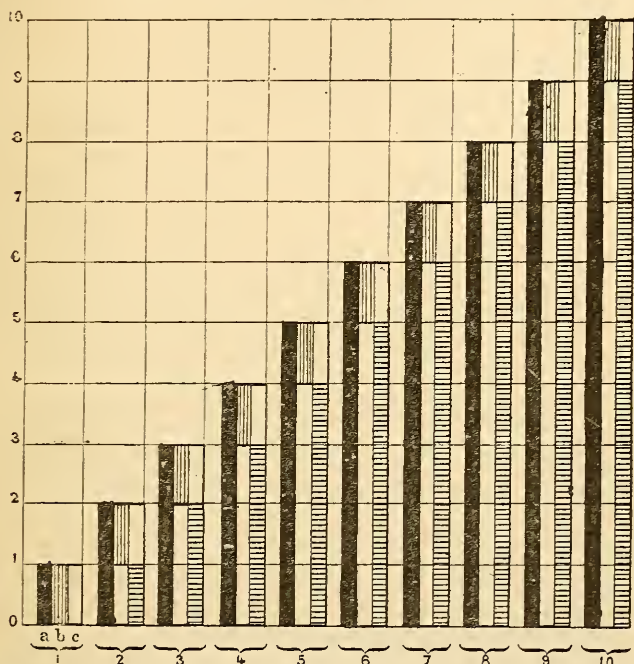


Fig. 6. — *Constitution de l'élasticité musculaire, dans le cas de charges toujours égales et de raccourcissements régulièrement croissants du muscle.*

a, racourcissement musculaire.
b, charge soutenue ou résistance équilibrée.
c, force élastique créée pour équilibrer la charge. — La partie claire, au sommet de la colonne, représente l'*élasticité effective* ou le *travail statique* qu'elle accomplit.

totale diminue donc régulièrement à mesure que le raccourcissement se prononce davantage, ou inversement.

b. Deuxième cas. — *La charge soutenue et le raccourcissement musculaire varient dans le même sens.* — Quel aspect prendrait la figure 6, si, en même temps qu'on fait varier le raccourcissement musculaire, on changeait aussi les charges ? La question n'est pas sans intérêt. Reproduisons donc une partie de cette figure 6,

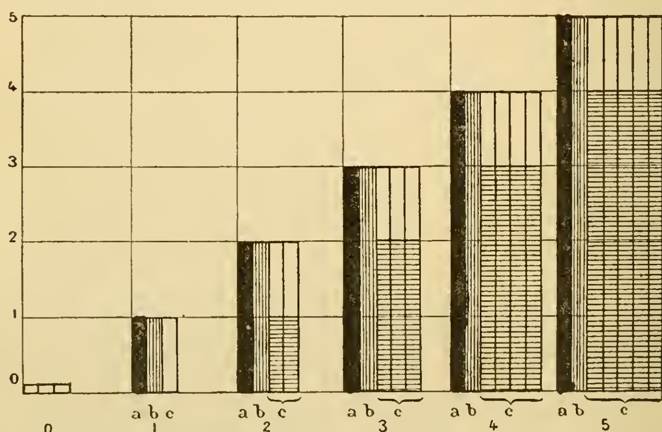


Fig. 7. — *Constitution de l'élasticité effective dans le cas de croissance simultanée des raccourcissements et des charges.*

a, raccourcissement musculaire.
b, charge soutenue ou résistance équilibrée.
c, force élastique crée pour équilibrer la charge. — La partie claire au sommet de la colonne, représente l'élasticité effective ou le travail statique qu'elle accomplit.

en représentant, par l'épaississement des colonnes *c*, les modifications qu'apporte, à la valeur de l'élasticité de contraction, l'accroissement graduel de la charge. Nous aurons alors la figure 7.

Voici les faits importants qui ressortent de cette figure et de sa comparaison avec la figure 6 :

1° *Le rapport de l'élasticité effective à l'élasticité*

totale est indépendant de la valeur des charges ou résistances. Il reste constant, quelle que soit la charge, pour le même degré de raccourcissement.

2° *L'élasticité effective demeure toujours proportionnelle à la charge avec tous les degrés de raccourcissement musculaire.*

3° *L'élasticité totale continue à se montrer fonction du raccourcissement multiplié par la charge ou résistance. Elle croît donc en progression géométrique, quand ses facteurs croissent en progression arithmétique.*

c. Troisième cas. — *Le raccourcissement et la charge varient en sens inverse.* — Pour comprendre la construction du schéma (fig. 8) montrant ce qui arrive dans ce troisième cas, il faut se reporter à la dernière proposition établie sur les données fournies par la figure 7 : *l'élasticité musculaire est fonction du raccourcissement multiplié par la charge ou résistance.*

Dix changements inverses ont été supposés imprimés au raccourcissement musculaire (colonnes pleines, *a*) et à la charge (colonnes *b*, striées longitudinalement). De 1 à 10, la charge croît et le raccourcissement décroît. Donc, pour obtenir toutes les valeurs de l'*élasticité totale* (colonne *c*), il faut multiplier successivement 1 par 10, 2 par 8, 3 par 4....., 10 par 1. L'élasticité totale devient ainsi, pour les 10 dispositions : 10, 18, 24, 28, 30, 30, 28, 24, 18, 10.

Quant à l'*élasticité effective*, comme elle est indépendante du raccourcissement musculaire et proportionnelle à la charge, elle prend, dans la succession des dix

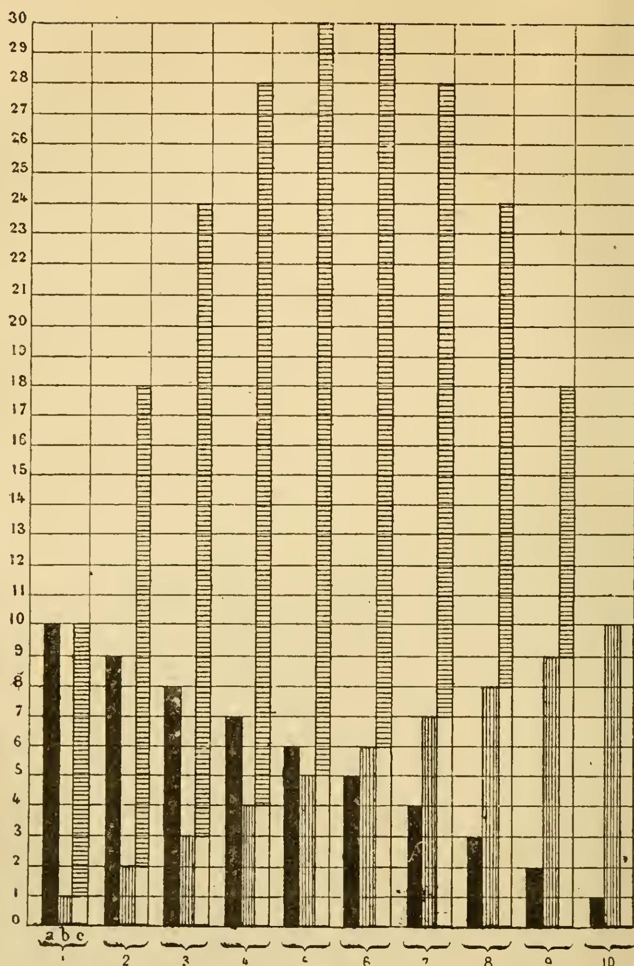


Fig. 8. — *Constitution de l'élasticité musculaire, quand le raccourcissement et la charge varient en sens inverse.*

a, raccourcissement musculaire.
b, charge soutenue ou résistance équilibrée.
c, force élastique créée pour équilibrer la charge. — La partie claire, à la base de la colonne, représente l'élasticité effective ou le travail statique qu'elle accomplit.

cas supposés, les valeurs : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 et 10.

Une complication apparente se montre dans les chiffres qui expriment la valeur de l'*élasticité totale.* L'œil, lui-même, à première vue, ne constate point de régularité dans les détails du graphique. Cela ne nuit en rien à la simplicité du rapport de l'élasticité effective à l'élasticité totale, c'est-à-dire au fait essentiel que ces constructions graphiques ont pour but de rendre sensible. Que l'on compare, par exemple, l'*élasticité effective* à l'*élasticité totale*, et l'on constatera que le rapport de ces deux valeurs croît en progression arithmétique régulière, à mesure que le raccourcissement musculaire diminue, exactement comme dans les autres cas plus simples dont il a été question jusqu'à présent.

Ainsi, ce rapport devient successivement :

$$\frac{1}{10} \quad \frac{2}{18} \quad \frac{3}{24} \quad \frac{4}{28} \quad \frac{5}{30} \quad \frac{6}{30} \quad \frac{7}{28} \quad \frac{8}{24} \quad \frac{9}{18} \quad \frac{10}{10}$$

ou

$$\frac{1}{10} \quad \frac{1}{9} \quad \frac{1}{8} \quad \frac{1}{7} \quad \frac{1}{6} \quad \frac{1}{5} \quad \frac{1}{4} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{1}{2} \quad \frac{1}{1}.$$

Il est à remarquer que le présent cas — raccourcissement et charge variant en sens inverse — est justement celui de l'expérince dans laquelle on met en jeu l'*extensibilité* du muscle contracté, par l'addition de charges croissantes, dont la valeur augmente jusqu'à ce que le muscle ait récupéré sa longueur d'avant la contraction.

Nous en avons fini avec les représentations schématiques à l'aide desquelles nous tenions à montrer le rôle, si important, que joue le degré de raccourcissement du

muscle dans la constitution de son élasticité totale, ainsi que la loi des relations que l'on constate, entre l'élasticité effective représentée par la charge et l'élasticité totale. Quand il sera question de l'énergie consacrée à la création de l'élasticité musculaire, nous aurons à tirer parti de la connaissance de ces relations. Résumons-les donc en quelques mots :

1° *Le rapport de l'élasticité effective à l'élasticité totale, pour un raccourcissement musculaire donné, est invariable quelle que soit la charge soutenue.*

2° *Ce rapport est toujours simple. Dans tous les cas, et quelque modification qu'on imprime à la charge, il diminue proportionnellement au raccourcissement à mesure que celui-ci augmente, ou il augmente de même à mesure que le raccourcissement diminue.*

§ 4. — L'ÉLASTICITÉ CRÉÉE PAR LE RACCOURCISSEMENT DU MUSCLE ET LE TRAVAIL QUE CONSTITUE CETTE CRÉATION OU QUI EN DÉRIVE, DANS LE CAS DE CONTRACTION STATIQUE.

Travail intérieur constitué par la création de l'élasticité musculaire. — Le travail du muscle en état de contraction statique, avons-nous dit, dans le préambule du chapitre 1er, est tout intérieur. Les développements ultérieurs ont montré que ce travail consiste dans l'effort exécuté par le muscle pour vaincre la résistance que les faisceaux primitifs, non chargés ou tendus par un poids plus ou moins lourd, opposent aux changements de forme et de dimensions que provoque la contraction. C'est là, en effet, tout le travail musculaire, dans le cas

considéré, travail qui est proportionnel à l'intensité de la contraction, ou plutôt au degré du raccourcissement concomitant multiplié par la charge et par la durée de la contraction. Nous reproduisons là, comme on le voit, purement et simplement la formule de la loi des variations de l'élasticité totale créée pour faire équilibre aux charges soutenues par la contraction statique. C'est qu'en effet cette élasticité totale est la *puissance* qui équilibre la *résistance* qu'oppose le muscle à son changement de forme.

Travail extérieur dérivé de la création de l'élasticité musculaire (Travail statique). — Tout intérieur que soit le rôle de la *puissance* qui équilibre la *résistance* opposée par le muscle à son changement de forme, ce rôle ne se traduit pas moins au dehors par un résultat visible : le soutien de la charge qui tend les faisceaux de l'organe musculaire. C'est ce qu'on est convenu d'appeler, peut-être improprement, *travail statique*. L'expression est, du reste, nécessaire aux physiologistes (1) et d'un emploi fort avantageux.

(1) Le *travail statique* joue un rôle considérable dans l'utilisation des moteurs animés et dans la dépense d'énergie qu'entraîne cette utilisation. Il intéresse donc au plus haut degré les physiologistes. C'est un point à faire ressortir et je n'y manquerai pas, soit plus loin, dans le corps même de cet opuscule, soit dans un avant-propos. Ce sera l'occasion de justifier aux yeux des mécaniciens, l'emploi que les physiologistes sont obligés de faire du mot *travail*, sans tenir compte du sens rigoureusement étroit qu'on lui attribue en mécanique. En attendant, il ne sera pas inutile de rappeler ici la définition des locutions diverses dans lesquelles ce mot a été introduit, locutions qui reviendront fréquemment au cours de mon exposition. Ainsi :

1° Le mot TRAVAIL employé seul ou l'expression TRAVAIL MUSCU-

Ce *travail statique* n'est, au fond, rien autre chose que la part d'élasticité musculaire employée à contre-balancer directement la traction exercée sur le muscle par la charge soutenue. Dans la légende explicative des trois derniers schémas, nous avons déjà signalé cette équivalence — ou, pour être tout à fait exact — cette identité entre l'*élasticité effective* et le *travail statique*. Ces deux termes peuvent donc être partout substitués l'un à l'autre, et la valeur de la *charge* soutenue, multipliée par la durée du soutien, sert de mesure commune aux phénomènes qu'ils désignent.

LAIRE seront toujours pris dans un sens général et s'appliqueront indifféremment à tous les mouvements énergétiques de la contraction musculaire.

2° Le TRAVAIL INTÉRIEUR comprendra toutes les manifestations confinées dans l'intimité du tissu musculaire, c'est-à-dire :

a. Les *métamorphoses chimiques*, sources de l'activité physiologique de ce tissu.

b. L'*activité* ou le *travail physiologique* du muscle, consistant dans la substitution de la force élastique de contraction à l'énergie chimique originelle.

c. La *transformation de ce travail physiologique en chaleur sensible*, transformation totale ou partielle : *totale*, si la contraction ne donne lieu à aucun travail positif; *partielle*, quand le muscle produit extérieurement du travail positif.

3° Le TRAVAIL EXTÉRIEUR désignera l'effet utile, *quel qu'il soit*, résultant de la contraction musculaire :

a. Le *travail statique*, ou travail de soutien des charges, ne détournant rien de l'énergie employée au travail intérieur concomittant.

b. Le *travail mécanique*, ou *travail vrai* des mécaniciens : tantôt *positif* et absorbant alors une partie plus ou moins grande de l'énergie productrice du travail intérieur ; tantôt *négatif* et restituant au contraire au tissu musculaire, sous forme de chaleur sensible, une quantité d'énergie équivalente à la force vive représentée par la hauteur de chute de la masse en mouvement.

Rapport du travail extérieur (travail statique) au travail intérieur (création de la force élastique du muscle par le raccourcissement de la contraction). — Là où il est intéressant de constater l'effet de cette substitution, c'est dans l'expression du rapport de l'*élasticité effective* à l'*élasticité totale*, expression formulée à la fin du précédent paragraphe. Le résultat se devine de reste. Mais il est bon de le mettre en relief. Qu'on examine donc de nouveau les schémas des variations de l'élasticité de contraction, par exemple celui de la figure 6 (p. 43) : La charge, toujours égale, est soutenue successivement à des hauteurs de plus en plus grandes, par un muscle dont le raccourcissement se prononce de plus en plus, depuis la minime quantité supposée valoir 1 jusqu'à la valeur 10. Dans chacune des colonnes de l'élasticité totale, la part de l'élasticité effective, équivalente au *travail statique*, garde une valeur constante qui est égale à 1, tandis que l'élasticité totale va, comme le raccourcissement, en croissant de 1 à 10. Il en résulte que *le même travail statique* entraîne la création d'un *quantum* d'élasticité totale bien différent, suivant que le muscle est à peine ou tout à fait raccourci. Dans le cas conventionnel que nous avons choisi pour exemple, le muscle développe, pour soutenir le même poids, *c'est-à-dire pour accomplir le même travail statique*, une force élastique *totale* dix fois plus grande lorsque l'organe est à son maximum de raccourcissement que quand il est à son minimum.

Une conséquence fort intéressante résulte forcément de cette relation entre le raccourcissement musculaire

et la création de la force élastique totale nécessaire pour faire équilibre à une charge; c'est que le *même travail statique* peut, dans le cas susdit, exiger une dépense d'énergie variant de 1 à 10. Il y avait là matière à expériences de vérification, qui ont été faites et qui ont donné les résultats prévus, ainsi qu'il sera dit plus tard avec détails.

On voit, par là, quelle importance s'attachait à la détermination du rapport de l'élasticité effective à l'élasticité totale, rapport duquel dépendent exclusivement ces différences de l'énergie mise en mouvement par le travail statique, quand la charge soutenue reste constante.

Mais n'empiétons pas davantage sur les déterminations ultérieures. Bornons-nous à envisager l'élasticité de contraction en elle-même, au point de vue de ses rapports avec le travail statique, et répétons que l'*élasticité totale employée à faire le même travail statique croît avec et comme le raccourcissement musculaire.*

Sous une autre forme, et pour conclure, nous dirons : *le rapport du travail extérieur au travail intérieur, dans le cas de contraction statique, croît et décroît en sens inverse du raccourcissement du muscle qui exécute la contraction.*

§ 5. — Résumé de l'étude expérimentale de l'élasticité de contraction considérée en elle-même a l'état statique. Principes, faits et propositions qui en découlent.

Il nous reste à rapprocher, dans un très court résumé, pour achever de les mettre en évidence, les principaux

points qui viennent d'être exposés dans l'étude de l'élasticité musculaire considérée à l'état statique :

I. — Le muscle en contraction statique peut être conçu théoriquement comme une machine tenue en équilibre par deux forces opposées, *puissance* et *résistance*, résidant toutes deux dans la substance même de la machine.

La *puissance* est la force contractile qui raccourcit le muscle.

La *résistance* antagoniste de la *puissance contractile* consiste essentiellement dans les déplacements respectifs des molécules de la substance musculaire, pendant les changements de forme que le raccourcissement de l'organe lui imprime.

II. — L'étendue de ces déplacements, ou la *résistance* qu'ils constituent, est nécessairement égale à l'intensité de la contraction, c'est-à-dire au degré du raccourcissement musculaire. Donc, la *puissance* contractile qui équilibre cette résistance croît ou décroît proportionnellement au raccourcissement du muscle.

III. — Le muscle peut se contracter à vide ou en soutenant une charge. Dans ce dernier cas le coefficient de ladite *résistance* s'accroît avec et comme la valeur de la charge. Par conséquent la *puissance* contractile qui fait équilibre à la résistance s'accroît de la même manière.

IV. — En considérant l'effet de la puissance contractile comme une *création de force élastique*, on peut appliquer

à celle-ci les propositions dont celle-là fait l'objet. Ainsi les variations de la valeur de cette force élastique obéissent aux deux lois ci-dessus, c'est-à-dire que l'élasticité créée croît ou décroît proportionnellement au raccourcissement du muscle et à la charge qu'il soutient.

V. — La loi de l'accroissement de l'élasticité musculaire en fonction de la valeur de la charge se déduit du fait de l'équilibration des charges extérieures, qu'on fait croître de plus en plus en conservant au muscle le même état de raccourcissement.

VI. — La loi de l'accroissement de l'élasticité musculaire en fonction du degré de raccourcissement du muscle ne se démontre pas ainsi d'elle-même. En effet, les variations que le raccourcissement imprime à la force élastique du muscle sont purement *virtuelles*, quand on les envisage au point de vue du résultat *extérieur* : ce résultat, le *soutien* de la charge, est toujours le même quel que soit l'état de raccourcissement du muscle.

Mais la démonstration expérimentale de l'influence du degré de raccourcissement sur l'élasticité musculaire se trouve dans l'aptitude du muscle contracté à équilibrer des *poids additionnels* plus ou moins lourds, suivant qu'il est plus ou moins raccourci par la contraction et qu'il peut ainsi s'allonger plus ou moins sous la traction de ces surcharges. L'*élasticité virtuelle* contenue dans le muscle devient ainsi apparente en se transformant en *élasticité effective.*

VII. — Les vérifications expérimentales des lois *a priori* de l'élasticité acquise par le muscle en contraction statique peuvent être tirées, toutes, de l'étude de ces allongements produits par des surcharges, si cette étude est faite, chez l'homme, sur un muscle mis en contraction volontaire par une excitation psychique, qui reste invariable pendant que le muscle est soumis à l'action des surcharges.

VIII. — Appliquées à la détermination de l'influence des variations du raccourcissement musculaire, ces expériences mettent en lumière les faits suivants :

a. Dans un muscle soutenant la même charge, le même allongement est toujours déterminé par la même surcharge, quels que soient l'étendue de la contraction ou le degré de raccourcissement qui en résulte pour le muscle.

b. Dans un muscle soutenant la même charge, en accroissant la surcharge proportionnellement au raccourcissement du muscle, l'allongement s'accroît dans la même proportion.

IX. — Appliquées à la détermination de l'influence des variations des poids soutenus par le muscle en état de raccourcissement, les expériences démontrent ce qui suit :

a. Dans un muscle raccourci au maximum en soutenant la même charge, mais soumis à la traction de surcharges différentes, l'allongement musculaire est proportionnel à la valeur des surcharges.

b. Dans un muscle raccourci au maximum, soumis à la traction de la même surcharge, mais soutenant des charges différentes, l'allongement déterminé par le poids additionnel est inversement proportionnel à la valeur des charges.

X. — La régularité, toute théorique, qui vient d'être attribuée (VIII, IX) aux caractères de l'extensibilité du muscle contracté ne se manifeste guère qu'avec les raccourcissements et les charges ou surcharges ne dépassant pas certaines limites. Toutefois, même avec des poids lourds et des raccourcissements prononcés, capables de diminuer la résistance du muscle, en y provoquant la fatigue immédiate, les courbes de l'allongement affectent, *dans leur ensemble*, les caractères indiqués.

Tous ces caractères n'importent pas au même degré à la détermination de la valeur vraie de l'élasticité musculaire. A ce point de vue, il faut retenir surtout les résultats des deuxième et quatrième séries d'expériences.

a. Pour tirer des faits de la deuxième série la loi qui en découle, relativement à la constitution de l'élasticité du muscle en état de contraction statique, il suffit de considérer que, quand ce muscle a été allongé par la surcharge, il fait équilibre à celle-ci et à la charge primitive, par la seule force élastique que l'état premier de la contraction a communiquée à l'organe. Donc, la valeur proportionnelle de cette force élastique primitive est exactement représentée par le total des poids soutenus. Conclusion :

L'élasticité créée par l'état de raccourcissement du

muscle est, dans tous les cas, proportionnelle à ce raccourcissement, si la charge reste la même.

b. La quatrième série d'expériences enseigne que la résistance à l'allongement, c'est-à-dire le coefficient de l'élasticité communiquée au muscle par son état de raccourcissement varie avec et comme la valeur de la charge.

D'où il résulte que, *l'état de raccourcissement qui engendre la force élastique de contraction restant le même, la valeur de l'élasticité créée est proportionnelle à la charge soutenue.*

c. D'où enfin cette conclusion d'ensemble : *l'élasticité créée par le muscle en état de contraction statique est fonction du raccourcissement musculaire multiplié par la charge soutenue.*

XI. — Il y a utilité à distinguer artificiellement, dans l'élasticité totale, la part qui se met d'elle-même en évidence par le soutien de la charge et qui a celle-ci pour mesure. Comme c'est par ce soutien de la charge que se traduit l'effet utile de la création de l'élasticité, on peut appeler ladite part *élasticité effective.*

XII. — La connaissance du rapport de l'*élasticité effective* à l'*élasticité totale* facilite beaucoup l'étude de l'énergie dépensée par la contraction musculaire. Il importe donc de déterminer la loi à laquelle obéit ce rapport dans les différents cas où la constitution de l'élasticité de contraction peut et doit être étudiée expérimentalement :

a. Premièrement, *la charge reste la même et l'on fait*

croître graduellement le raccourcissement : C'est le cas le plus simple. L'*élasticité effective* demeure, comme la charge, avec une valeur constante, tandis que l'*élasticité totale* croît proportionnellement au raccourcissement. Le rapport de l'*élasticité effective* à l'*élasticité totale* $\left(\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}\right)$ diminue donc à mesure que le raccourcissement du muscle se prononce davantage.

b. Deuxièmement, *le raccourcissement et la charge augmentent simultanément d'une manière régulière :* L'*élasticité totale* créée s'accroît alors en progression géométrique. L'*élasticité effective*, dont la valeur relative est déterminée par le facteur *charge*, croît aussi mais en progression arithmétique seulement. Donc, de même que ci-dessus le rapport $\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}$ suit inversement la même progression : il diminue à mesure que le raccourcissement se prononce davantage.

c. Troisièmement, *le raccourcissement et la charge varient en sens inverse l'un de l'autre :* La proportion d'*élasticité totale* résultant toujours de la multiplication de ces deux facteurs l'un par l'autre, le rapport $\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}$ continue à se comporter comme dans les cas précédents. Si c'est la charge qui décroît et le raccourcissement musculaire qui s'accroît, ce rapport diminue encore proportionnellement à l'accroissement du raccourcissement musculaire.

d. En somme, le rapport de l'élasticité effective à l'élasticité totale, pour un raccourcissement musculaire donné, est invariable, quelle que soit la charge soutenue.

Ce rapport est toujours simple. Dans tous les cas, et quelque modification qu'on imprime à la charge, il

diminue en progression arithmétique régulière, quand le raccourcissement augmente régulièrement, ou il augmente de même si le raccourcissement diminue.

XIII. — La création de la force élastique, dans le cas de contraction statique, constitue un *travail*, au sens général que les physiologistes attribuent à ce mot. Ce *travail*, tout *intérieur*, consiste dans l'effort exécuté par le muscle pour résister à l'allongement que la traction de la charge tend à lui imprimer.

La valeur de cet effort est représentée par celle de l'élasticité musculaire totale.

Extérieurement, cet effort se traduit par le *soutien* de la charge qui tire sur le muscle, c'est-à-dire par le *travail statique*, dont la valeur se confond avec celle de l'*élasticité effective*. Les deux termes peuvent donc être partout substitués l'un à l'autre, et la valeur de la charge soutenue, multipliée par la durée du soutien, sert de mesure commune aux phénomènes qu'ils expriment.

Dans le rapport $\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}$, la substitution du travail statique à l'élasticité effective, $\frac{\text{Tr. st.}}{\text{El. tot.}}$ ou $\frac{\text{Tr. ext.}}{\text{Tr. int.}}$, montre que, *pour accomplir le même travail extérieur, dans le cas de contraction statique, le muscle emploie d'autant plus de force élastique, c'est-à-dire fait un effort ou un travail intérieur d'autant plus grand, que ce muscle est raccourci davantage.*

Ceci est, sous une autre forme, la proposition posée ci-devant dans les termes suivants : *le rapport du travail extérieur au travail intérieur, dans le cas de contraction statique, croît ou décroît en sens inverse du rac-*

courcissement du muscle qui exécute la contraction. Il était d'autant plus nécessaire d'insister sur ce point que le travail statique, ou le soutien des charges, joue un rôle considérable dans l'utilisation des moteurs animés et dans la dépense d'énergie qu'entraîne cette utilisation.

Art. 2. — De l'élasticité musculaire considérée en elle-même, dans le cas de contraction dynamique (soutien d'une charge à la montée ou à la descente).

L'étude de l'élasticité de contraction, considérée à l'état statique, a préparé celle de l'élasticité de contraction à l'état dynamique, au point d'avoir donné pour ainsi dire à l'avance toutes les solutions qu'attend cette dernière question. En effet, qu'elle soit fixe ou en état de variation croissante ou décroissante, l'élasticité de contraction obéit toujours aux mêmes lois. Par exemple, le muscle qui se raccourcit en soulevant un poids, auquel il fait parcourir en hauteur verticale un certain trajet égal au raccourcissement ($P \times H$), n'est pas autre chose qu'un muscle qui passe successivement par une infinité d'états statiques, intermédiaires entre celui du point de départ et celui du point d'arrivée de la charge, c'est-à-dire entre le point où commence le raccourcissement musculaire et celui où il se termine.

Les choses se passent de même, mais en sens inverse. dans le cas où le muscle s'allonge en descendant un poids.

Ainsi, dans ces deux cas de contraction dynamique,

comme dans le cas de contraction statique, l'élasticité musculaire est chargée de faire équilibre à une charge ou de la soutenir, soit à la montée, quand le muscle se raccourcit, soit à la descente, quand il s'allonge. A côté du *travail de soutien fixe* de l'élasticité statique, se place le *travail de soutien à la montée* ou *à la descente* de l'élasticité dynamique.

Il existe donc les plus étroites affinités entre l'élasticité musculaire dans l'état dynamique et cette même élasticité dans l'état statique.

Le muscle biceps et le levier antibrachial peuvent encore servir d'exemples concrets pour la démonstration de ces relations. Quand ce levier, machine simple actionnée par la contraction musculaire, soulève ou descend une charge avec régularité, elle est en *mouvement uniforme* autour de son point fixe. Cet état de *mouvement uniforme* ne change rien aux conditions d'équilibre des deux forces appliquées au levier lorsqu'il est immobile. Elles se balancent incessamment, comme il vient d'être dit, en accomplissant : l'une, la charge, son *travail résistant*; l'autre, la contraction musculaire, son *travail moteur*. Il en résulte que, dans la contraction dynamique source de ce dernier travail, se retrouvent exactement les caractères primordiaux assignés à la contraction statique. Ainsi, le muscle biceps, en se raccourcissant graduellement pour soulever une charge à l'extrémité de l'avant-bras, ou en s'allongeant de même pour descendre cette charge, met en œuvre de la force élastique, dont la création est nécessairement soumise aux mêmes influences fondamentales que l'élasticité active

développée par le muscle quand il est employé au soutien fixe de la charge.

Il y a, il est vrai, dans le cas de contraction dynamique, quelque chose de spécial; c'est le *travail mécanique*, *positif* ou *négatif*, exécuté alors par le muscle. Mais ce quelque chose de spécial est tout simplement un élément particulier, qui s'ajoute, sans les modifier aucunement, à ceux qui se trouvent dans la contraction purement statique. Tout ce que nous avons rencontré dans cette dernière existe nécessairement dans la contraction dynamique.

Ce qu'il y a à dire sur la constitution de l'élasticité, dans le cas de contraction dynamique, se réduit donc aux particularités qui peuvent être révélées par la comparaison avec le cas de contraction statique.

§ 1er. — Exposé schématique de la constitution de l'élasticité dynamique, comparée a la constitution de l'élasticité statique.

On peut exposer cette comparaison de manière à préparer la matière des formules par lesquelles on résumera les particularités des manifestations de l'élasticité dynamique. Il faut pour cela avoir recours à une triple construction géométrique, mettant en regard d'une part le cas de la contraction statique, d'autre part celui de la contraction dynamique, soit avec travail positif, soit avec travail négatif (voir la figure 9).

Dans les trois cas, les conditions du fonctionnement du muscle sont supposées identiques : 1° même poids à

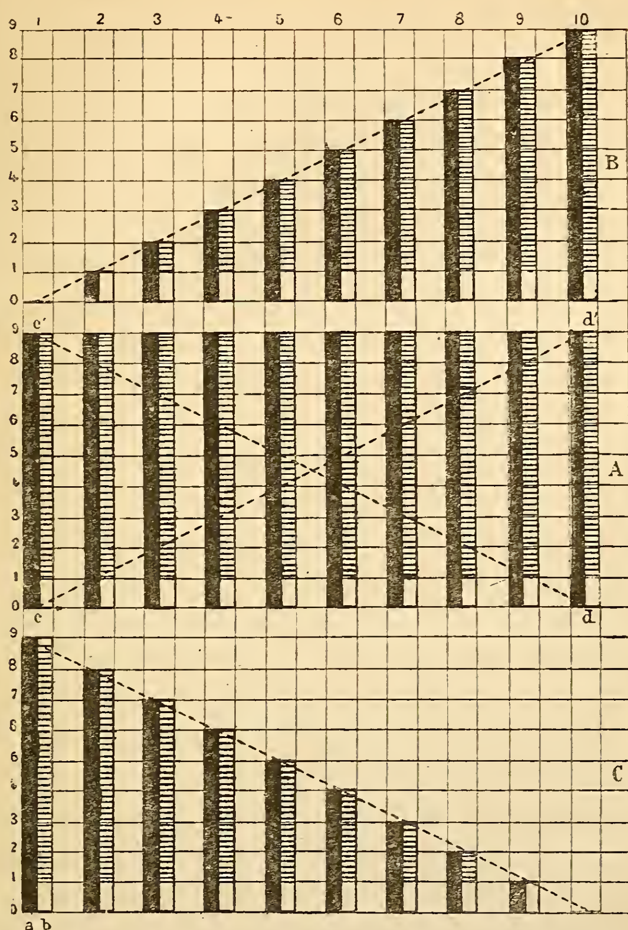


Fig. 9. — *Comparaison de l'élasticité dynamique (soutien d'une charge à la montée ou à la descente) avec l'élasticité statique (soutien fixe).*

A, soutien fixe.
B, soutien à la montée.
C, soutien à la descente.
a, raccourcissement musculaire ou hauteur à laquelle il place la charge.
b, élasticité totale. — La partie claire, à la base de la colonne, répond a l'élasticité effective ou au travail statique.

soutenir, à monter ou à descendre; 2° même temps consacré au soutien fixe et au soutien pendant l'ascension ou la descente du poids; 3° même étendue de la contraction musculaire, agissant pour soutenir ou soulever le poids à la même hauteur ou pour le descendre de cette même hauteur.

On a conventionnellement attribué à la contraction une durée de 10 secondes, dans cette figure 9, le raccourcissement total du muscle étant supposé être de 9 unités et donnant ainsi à la hauteur de soutien ou aux chemins parcourus par la charge, soit dans le sens de la montée, soit dans celui de la descente, une valeur maxima équivalente à 9.

La figure se compose de trois parties : A, soutien fixe de la charge ; B, soutien à la montée; C, soutien à la descente. Dans les trois parties, on a figuré par dix groupes de colonnes, les dix temps qui composent la durée du travail. Les colonnes pleines, *a*, représentent le *raccourcissement musculaire* ou la *hauteur* à laquelle il place la charge. Les colonnes *b*, situées à droite des premières, figurent l'*élasticité totale;* comme dans les schémas précédents, la partie non striée de hachures transversales appartient à l'*élasticité effective.*

Voyons maintenant les relations des trois figures composées avec l'ensemble de ces groupes de colonnes. Nous considérerons d'abord le cas de la contraction statique (soutien fixe : A). La permanence du soutien de la charge à la hauteur maxima 9 est indiquée par l'égalité des dix groupes de colonnes répondant aux dix unités de temps. La force élastique totale qui est dépensée est donc

équivalente à 9 pour chacune des unités et à 90 pour la durée complète du soutien.

Que si, au lieu d'être soutenue en permanence à cette hauteur 9, par une contraction statique, la charge est, pendant les dix unités de temps, graduellement soulevée de la hauteur 0 à la hauteur 9, par une contraction dynamique, on aura le cas de soutien à la montée. Il est très facile de se rendre compte de la modification que cette condition nouvelle introduira dans la figure à construire pour représenter ce cas nouveau. Dans la figure A, l'ensemble des groupes de colonnes indicatrices forme un parallélogramme rectangle, *cdd'c'*. Tirons la diagonale *cd'*, et nous obtiendrons, au-dessous de cette diagonale, le triangle *cdd'*. Dans ce triangle, la valeur des dix groupes de colonnes est précisément ramenée à celle que chacun d'eux doit avoir, pour représenter exactement la marche et l'accroissement graduel du raccourcissement musculaire et de l'élasticité corrélative, lorsque la charge est soutenue à la montée. La valeur des groupes successifs, en effet, commence à 0 et finit à 9. Reportons donc ce triangle en B, et nous construirons ainsi le graphique spécial qui donne, pour le cas du *soutien à la montée*, les caractères du raccourcissement musculaire et de l'élasticité, en superposition exacte avec ceux qui appartiennent au cas du *soutien fixe*. Au lieu d'avoir une valeur uniforme comme dans ce dernier cas, le raccourcissement et l'élasticité croissent de 0 à 9. Ce n'est donc plus la valeur 90 que prend la totalité de cette dernière, mais celle qui est représentée par la somme des valeurs partielles 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9.

c'est-à-dire $\frac{90}{2}$. La diagonale *cd'*, du reste, en partageant en deux triangles égaux le rectangle *cdd'c'*, indiquait déjà suffisamment que la valeur de l'élasticité employée au soutien à la montée n'est que la moitié de celle qui se crée dans le cas de soutien fixe.

Et maintenant, pour savoir ce qu'il advient dans le cas de *soutien à la descente*, nous n'avons qu'à construire le schéma C, d'après les principes ci-dessus, c'est-à-dire en utilisant le triangle *cc'd*, tracé par la diagonale *c'd*, dans le rectangle *cdd'c'* de la figure A. C'est l'inverse du cas précédent. Au lieu d'être élevé de *c* en *c'*, le poids est descendu de *c'* en *c*. Il en résulte l'abaissement graduel des groupes de colonnes indicatrices. Cette figure C reproduit donc exactement, mais en sens contraire, la figure B. L'élasticité musculaire diminue régulièrement du commencement à la fin du mouvement de descente et passe ainsi de 9 à 0. De plus, la somme totale de cette élasticité équivaut à la moitié seulement de l'élasticité musculaire qui intervient dans le travail de soutien fixe. C'est donc la même force élastique totale qu'exige le soutien d'un poids, pendant l'ascension ou la descente de ce poids, par un muscle qui se raccourcit ou s'allonge exactement de la même quantité.

La conclusion définitive de cette dissertation est bien conforme à nos prémisses : Sous sa forme dynamique, l'élasticité de contraction est soumise aux mêmes lois que sous sa forme statique, sauf que, toutes choses étant égales d'ailleurs, la contraction dynamique du muscle entraîne la création d'une force élastique totale égale à la moitié

seulement de celle qui est exigée par la contraction statique correspondante. Donc, il est inutile de s'appesantir sur toutes les démonstrations que comporte l'étude de l'élasticité dynamique. On y peut appliquer d'emblée les lois et les propositions formulées à propos de l'élasticité statique ; on peut même se servir, dans cette intention, de tous les schémas consacrés à la représentation de l'influence du raccourcissement musculaire sur l'élasticité du muscle en contraction statique. En effet, les schémas construits dans ce but se prêtent, tout aussi bien, à l'indication des caractères de l'élasticité dynamique d'un muscle qui soulève ou descend un poids, en passant successivement par tous les états de raccourcissement qui ont été figurés.

Il est pourtant nécessaire de dire quelque chose des relations qui existent entre l'élasticité dynamique et le travail qu'elle représente.

§ 2. — L'élasticité créée par le raccourcissement du muscle et le travail que constitue cette création ou qui en dérive, dans le cas de contraction dynamique.

Ce paragraphe est écrit pour poursuivre notre comparaison de l'élasticité musculaire dans le cas de contraction statique et dans celui de contraction dynamique.

C'est l'occasion de répéter qu'une charge *soulevée* par le raccourcissement actif d'un muscle, ou *abaissée* par l'allongement actif de ce muscle, n'est pas autre chose qu'une charge *soutenue* en une infinité de positions qui se succèdent plus ou moins rapidement. Or, cette

définition entraîne une assimilation complète entre le cas de contraction statique et celui de contraction dynamique, au point de vue des conditions du travail, tant intérieur qu'extérieur, que constitue l'élasticité de contraction ou qui en dérive.

Ainsi, le travail représenté par la création de l'élasticité totale est tout *intérieur :* c'est l'effort accompli par le muscle pour donner à ses faisceaux constituants la forme et les dimensions commandées par la contraction.

Ainsi encore, le *soutien* de la charge, dans ses diverses positions successives et alternatives, représente du *travail statique*, équivalant à la part d'élasticité totale qui constitue l'*élasticité effective*.

Il n'existe qu'une seule différence, portant sur le *travail mécanique*, qui manque dans le cas de contraction statique et qui s'introduit, comme élément additionnel, dans l'étude de la contraction ou de l'élasticité dynamique.

Nous verrons plus tard comment, pour trouver exactement dans celle-ci les conditions de la contraction statique, on élimine cet élément nouveau. C'est tout aussi facile pratiquement que théoriquement. Bornons-nous, pour le moment, à faire remarquer qu'il suffit de considérer les deux résultats de la contraction dynamique, c'est-à-dire la montée et la descente d'une charge, non pas isolément, mais ensemble. Je veux dire qu'en couplant deux mouvements opposés de même valeur, on détruit tout travail mécanique proprement dit. Et alors, dans le raccourcissement et l'allongement actifs du muscle, il

ne reste, au point de vue du travail, rien d'étranger à ce qui appartient à l'élasticité musculaire considérée dans le cas de contraction statique. De plus, nous y retrouvons tout ce qui appartient à ce dernier cas.

Du travail intérieur constitué par la création de l'élasticité dynamique. — Je rappelle qu'il s'agit du *travail physiologique* du muscle, c'est-à-dire de la transformation de la force vive chimique en force élastique, et de la restitution, sous forme de chaleur sensible, de l'énergie fugitivement absorbée par cette force élastique : restitution totale quand le muscle neutralise lui-même son travail mécanique par le procédé ci-devant indiqué.

Le travail intérieur représentant l'élasticité totale, dont les lois sont connues, n'a pas besoin de nous retenir davantage, malgré l'importance qu'il présente au point vue de l'énergétique physiologique.

Du travail statique (travail extérieur) qui dérive de la constitution de l'élasticité du muscle en contraction dynamique. Rapport de ce travail statique au travail intérieur représenté par la création de la force élastique, dans les différentes phases du raccourcissement musculaire. — Laissons de côté le *travail intérieur total*, que nous retrouverons quand il sera question de sa source originelle, dans l'étude de l'énergie, et attachons-nous maintenant au fait d'équilibre qui accompagne extérieurement ce travail intérieur. La contraction dynamique fait donc du *travail statique* et elle en fait autant qu'une contraction statique de valeur correspondante, parce

que, du commencement à la fin, la première soutient le poids comme la seconde et oppose, dans toutes ses phases, la même *élasticité effective* que celle-ci à la traction du poids.

Mais l'*élasticité totale* se modifie à chaque instant pendant la durée de la contraction dynamique; et il en est nécessairement de même de la valeur du rapport de l'élasticité effective à cette élasticité totale, rapport s'identifiant avec celui du travail extérieur statique au travail intérieur.

Ce rapport $\left(\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}} \text{ ou } \frac{\text{Tr. ext. st.}}{\text{Tr. int.}}\right)$, en effet, diminue graduellement à mesure que le raccourcissement musculaire se prononce davantage. De $\frac{1}{1}$ la valeur de $\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}$ devient successivement $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{1}{6}, \frac{1}{7}, \frac{1}{8}, \frac{1}{9}$, chiffres du cas conventionnel de la figure 9. Ou bien ledit rapport suit une marche inverse, s'il y a descente de la charge.

Il en résulte que le muscle, pour élever ou descendre un même poids, emploie de la force élastique de valeur fort variable dans les diverses phases du raccourcissement ou de l'allongement de l'organe. Au début du soulèvement, la force élastique se compose exclusivement de l'*élasticité effective*, équivalente à la charge soulevée. A la fin du soulèvement, cette force élastique est 9 fois plus considérable (toujours en supposant le cas conventionnel de la figure 9). S'il s'agit de charge abaissée, c'est l'inverse. Au début de la descente, la force élastique consacrée au soutien de la charge est neuf fois plus considérable qu'à la fin, où cette force est

strictement réduite à la valeur nécessaire pour faire équilibre à la charge.

On verra plus loin que l'énergie mise en œuvre, dans ces différentes phases du raccourcissement ou de l'allongement musculaires, suit exactement la même marche que l'élasticité. Je n'ai pas besoin d'insister sur l'importance de ce rapprochement anticipé, qui a déjà été fait, du reste, à propos de la contraction statique.

Mais ne nous éloignons pas du *travail extérieur* dont il est question ici, c'est-à-dire de celui qui se manifeste sous la forme *statique*. Le rapport de ce travail extérieur au travail intérieur est donc en variation incessante, du commencement à la fin de la contraction dynamique, tandis que, dans toute contraction statique donnée, ce rapport est fixe. Il n'en obéit pas moins rigoureusement à la même loi dans les deux cas. Ainsi, *dans le cas de contraction dynamique, le rapport du travail statique (travail extérieur) au travail intérieur varie en sens inverse de la marche du raccourcissement musculaire*, de même que dans le cas de soutien fixe, quand on compare des raccourcissements permanents affectant des valeurs différentes.

Avant d'abandonner ce sujet, faisons une dernière remarque, relative à la durée de la contraction qui soutient les charges. Que ce soit à une hauteur constante, ou à des hauteurs graduellement croissantes ou décroissantes, il en résulte toujours les mêmes conséquences pour la valeur du travail extérieur. Dans tous les cas, le travail statique ou de soutien et l'élasticité musculaire qui en est l'agent prennent nécessairement

une valeur proportionnelle à la durée de la contraction. Naturellement nous aurons à répéter plus loin qu'il en est de même de l'énergie créatrice de cette élasticité musculaire.

Les durées jouent donc dans l'énergétique de la contraction dynamique le même rôle considérable que dans l'énergétique de la contraction statique. Ce qui détermine toujours la valeur du travail de soutien, c'est la charge multipliée par la durée du soutien : $m\ t$.

Du travail mécanique exécuté par la force élastique du muscle en contraction dynamique. Rapport et comparaison entre ce travail mécanique et le travail statique concomitant. — Jusqu'à présent le programme annoncé a été rigoureusement suivi. Nous nous étions proposé d'étudier *en elle-même* l'élasticité de contraction, c'est-à-dire la force élastique qui est créée dans le muscle au moment où il se contracte pour faire du travail. Et, en effet, les lois qui président à cette création, toutes dépendantes de la valeur de la charge supportée par le muscle ou du degré de raccourcissement que la contraction communique à cet organe, ont été étudiées sans que nous ayons eu à faire intervenir le travail mécanique extérieur, $m\ h$, qui est si souvent le but final de l'activité musculaire.

La force vive, de source chimique, qui est placée à l'origine du cycle du mouvement de l'énergie, n'a point été rapprochée de la production de ce travail mécanique. Cette force vive a été supposée se transformant en force élastique musculaire, c'est-à-dire en un autre

travail intérieur parfaitement équivalent à cette énergie primitive contenue dans les métamorphoses chimiques dont le muscle en contraction est le siège.

Du travail *extérieur*, nous n'avons retenu que la *forme statique*, justement celle à laquelle est contestée la qualité d'être du travail. C'est le travail dont il vient d'être question, c'est-à-dire le soutien des charges, coïncidant avec le *vrai travail* ou *travail mécanique*, qui les fait monter ou descendre à l'extrémité des leviers osseux. Que ceux-ci, en effet, soient, comme nous l'avons déjà dit, immobiles ou animés d'un mouvement uniforme, l'équilibration des charges par les muscles moteurs des leviers ne s'en fait pas moins toujours de la même manière; elle constitue un travail statique, entraînant, pour la création de la puissance motrice, une même dépense d'énergie.

Si l'effet utile du muscle en contraction dynamique doit, au point de vue énergétique, faire l'objet des préoccupations des physiologistes, c'est surtout quand il se présente sous cette forme de travail statique. Sous la forme de travail mécanique, cet effet utile est peut-être à ce point de vue moins intéressant.

Un simple rapprochement le démontrera. Le travail statique, c'est, répétons-le, la charge multipliée par la durée du soutien ; le travail mécanique, c'est cette même charge multipliée par le chemin que lui fait parcourir le raccourcissement ou l'allongement du muscle. La valeur du travail mécanique est donc absolue et ne peut être modifiée par la durée de la contraction qui exécute le travail. Au contraire, la valeur du travail statique

dépend essentiellement de la durée de la contraction musculaire. Par exemple, un muscle qui élèvera à 10 centimètres un poids de 10 kilogrammes exécutera un travail de 1 kilogrammètre et le travail mécanique aura toujours cette valeur, que le muscle mette 1 seconde ou 10 secondes à soulever le poids. Mais le travail statique concomitant sera dix fois plus considérable dans ce dernier cas que dans le premier, et le *quantum* de la force élastique créée pour exécuter ce travail sera lui-même dix fois plus grand.

On est donc autorisé à prévoir que la dépense d'énergie qu'entraîne cette création de force élastique se montrera également dix fois plus forte. La connaissance du travail mécanique, dérivant de la constitution de l'élasticité de contraction, n'est donc pas ce qui importe le plus dans les études de thermodynamique musculaire. On a un plus grand parti à tirer de la notion du travail statique concomitant. Et encore est-ce par ce que les lois qui en règlent la production amènent à la détermination de la proportion d'élasticité totale créée par la contraction musculaire.

Cette remarque a son importance au moment où nous allons clore notre étude de l'élasticité musculaire considérée en elle-même, pour aborder celle de l'énergie que cette élasticité représente. C'est bien dans l'élasticité de contraction qu'il nous faut chercher les lois de la dépense d'énergie qu'entraîne le travail mécanique du muscle. Nous n'avons pas besoin de nous préoccuper de ce travail lui-même. Il n'aura à intervenir qu'au moment où notre étude arrivera près de sa fin. Alors il

ne nous restera plus qu'à déterminer les modifications que le travail mécanique extérieur introduit dans les manifestations du travail intérieur du muscle.

§ 3. — Résumé des particularités a signaler au sujet de l'élasticité musculaire considérée en elle-même, dans le cas de contration dynamique, c'est-a-dire dans le muscle qui se raccourcit pour soulever une charge (travail positif) ou qui s'allonge pour soutenir cette charge a la descente (travail négatif).

1. — Un muscle qui se raccourcit, en soulevant une charge, ou qui s'allonge, en soutenant cette même charge à la descente, n'est pas autre chose qu'un muscle dont l'élasticité de contraction passe par une infinité d'*états statiques* intermédiaires entre celui du point de départ et celui du point d'arrivée.

De fait, quand un levier osseux est mis en *mouvement uniforme*, autour de son point fixe, par une *puissance* musculaire qui soulève ou abaisse une charge constituant une *résistance*, l'équilibre des deux forces s'effectue, à chaque instant du mouvement, comme si le levier était maintenu en état d'immobilité. L'état de *mouvement uniforme* ne change rien, en effet, aux conditions de cet équilibre.

La création de la force élastique qui représente la puissance musculaire se produit donc nécessairement de la même manière dans les deux cas. Ce sont toujours les mêmes influences qui agissent, suivant les mêmes lois, sur les mouvements moléculaires d'où résulte l'élas-

ticité de contraction, et il en découle les mêmes conséquences, particulièrement en ce qui regarde le *soutien* des charges par la force élastique créée. De même qu'il y a *soutien fixe* de la charge quand les leviers osseux sont immobiles, il y a *soutien à la montée* ou *à la descente*, lorsqu'ils se meuvent, c'est-à-dire que, dans les deux cas, la force élastique du muscle fait du *travail statique*.

Cette identité des conditions de la création de l'élasticité musculaire, dans la contraction statique et la contraction dynamique, dispense de faire une exposition des lois applicables à cette dernière : ce serait répéter ce qui a été dit à propos de la contraction statique. Il suffit de signaler les particularités que la variation continuelle du raccourcissement musculaire introduit dans la constitution de l'élasticité dynamique.

II. — Ainsi, l'élasticité créée, au lieu d'avoir une valeur uniforme, à chaque instant de la durée de l'activité musculaire, comme dans le cas de contraction et de soutien fixes, varie, du commencement à la fin de cette activité, proportionnellement au raccourcissement du muscle.

La part d'élasticité répondant à l'équilibration de la charge (*élasticité apparente* ou *effective*) possède, au contraire, une valeur constante, pendant toute la durée de la contraction dynamique, comme cela a lieu dans le cas de contraction statique.

III. — Le rapport de l'*élasticité effective* à l'*élasticité totale* $\left(\frac{\text{El. eff.}}{\text{El. tot.}}\right)$ est donc en variation incessante pendant que

le muscle élève ou abaisse une charge. Ce rapport croît ou décroît inversement au raccourcissement musculaire.

IV. — La valeur de l'*élasticité totale* répond à la somme des valeurs intermédiaires qui se succèdent pendant le soulèvement ou la descente de la charge. Cette élasticité totale est donc nécessairement égale à la moitié de celle qui serait développée par le muscle pour *soutenir* la même charge, dans le même temps, à la hauteur culminante où cette charge arrive ou d'où elle part, dans le cas de contraction dynamique.

D'où, pour exprimer la valeur de cette élasticité dynamique totale, la formule :

$$\text{El. dyn. tot.} = \frac{\text{El. st. totale}}{2}$$

V. — Au point de vue du *travail* que constitue la création de l'élasticité ou qui en dérive, il y a toujours à considérer, comme dans le cas de contraction statique, le *travail intérieur* et le *travail extérieur*. Mais ce dernier quand il y a contraction dynamique, peut être envisagé sous deux aspects : la forme *statique* et la forme *mécanique*.

VI. — Le *travail intérieur* (*travail physiologique*) est toujours représenté par la création même de l'élasticité, c'est-à-dire par l'effort qu'exécute le muscle pour donner à ses faisceaux constituants la forme et la longueur qui leur permettent de résister à la traction de la charge, dans les diverses positions que la contraction fait prendre

à celle-ci. Ce *travail intérieur* est donc incessamment accru ou diminué, suivant que la charge monte ou descend, et il suit, dans ses variations, la loi de la création de l'élasticité totale.

Dans le cas de contraction dynamique, comme dans celui de contraction statique, c'est ce travail intérieur qui importe le plus, au point de vue des déterminations énergétiques.

VII. — Le *travail extérieur statique*, représenté par l'élasticité effective ou l'équilibration de la charge, à tous les moments de la durée de la contraction dynamique, a pour valeur la charge multipliée par cette durée (mt), exactement comme dans le cas de contraction statique.

Mais le rapport de ce *travail extérieur statique* au *travail intérieur* $\left(\frac{\text{Tr. ext. st.}}{\text{Tr. int.}}\right)$ ou à l'élasticité créée, est en variation incessante comme celui de l'élasticité effective à l'élasticité totale, avec lequel il s'identifie. Il diminue ou augmente graduellement, selon qu'il y a travail positif ou travail négatif, à mesure que le raccourcissement du muscle se prononce ou s'amoindrit davantage. Les variations de ce rapport sont la conséquence nécessaire de celles que les changements de longueur du muscle introduisent dans la valeur de l'*élasticité totale*.

Le muscle qui soulève un poids travaille donc de moins en moins économiquement à mesure que le raccourcissement musculaire se prononce davantage.

Le muscle qui descend un poids travaille au contraire

de plus en plus économiquement à mesure que le raccourcissement primitif diminue.

VIII. — Le travail extérieur mécanique, c'est la charge multipliée par le raccourcissement musculaire ou la hauteur du soulèvement : $m\ h$.

IX. — Le muscle peut annihiler lui-même l'effet de son *travail* mécanique en le rendant alternativement *positif* ou *négatif*. Il ne reste alors, du travail extérieur, que la forme *statique*. Mais la forme *mécanique* ne peut jamais être isolée de celle-ci. Il est impossible, en effet, qu'une charge soit soulevée ou abaissée sans être *soutenue* et sans que la durée du soutien influe sur le *quantum* de l'élasticité créée par le muscle qui exécute le travail.

Aussi le rapport du *travail mécanique* à l'*élasticité totale* mise en œuvre pour ce travail — partant à l'énergie originelle — est profondément modifié par la rapidité plus ou moins grande avec laquelle s'exécute le travail mécanique. Ce travail, en effet, ne varie pas avec la durée du mouvement accompli, tandis que l'*élasticité musculaire* corrélative est proportionnelle au temps que le muscle met à effectuer ce mouvement.

Quand un muscle soulève ou descend un poids, il travaille donc d'autant plus économiquement que le mouvement est accompli avec plus de rapidité.

CHAPITRE II

DE L'ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION AU POINT DE VUE DE L'ÉNERGIE QU'ELLE REPRÉSENTE

Nous allons adopter, pour cette nouvelle étude, une marche exactement parallèle à celle que nous avons suivie dans l'étude de l'élasticité de contraction considérée en elle-même. C'est dire que nous considérerons successivement l'élasticité musculaire à l'état statique et l'élasticité musculaire à l'état dynamique.

Comme nous l'avons dit en commençant, la création de l'élasticité de contraction est le vrai travail physiologique du muscle, qui *soutient*, *soulève*, ou *abaisse* des charges. C'est pour engendrer cette élasticité destinée à équilibrer ces charges à l'extrémité des leviers osseux, tantôt immobiles (*soutien fixe*), tantôt animés d'un mouvement uniforme (*soutien à la montée* et *soutien à la descente*) que le muscle devient le siège de réactions chimiques qui dégagent de la force vive. Cette force vive, chimique, se transforme en force élastique, physique, dont les principes de la thermodynamique nous permettent d'affirmer *a priori* la parfaite équivalence avec la force chimique d'où elle procède.

Le *travail intérieur* que cette force élastique représente ne peut, en effet, être ni supérieur ni inférieur à

celui auquel il succède. On voit donc que « le fondement des solutions qu'attend le problème de la thermodynamique musculaire repose bien — comme nous l'avons dit — sur la *détermination des rapports qui existent entre l'élasticité acquise du muscle et l'énergie que la création de cette élasticité met en mouvement* ».

Non seulement il n'est pas nécessaire, pour arriver à cette détermination, de partir du *travail mécanique* qui peut être exécuté par l'élasticité de contraction, mais ce serait plutôt défavorable à l'entreprise. Ce qu'il importe de faire intervenir, ce sont les seuls facteurs des variations de l'élasticité acquise du muscle, c'est-à-dire la charge qui est à soutenir, à monter ou à descendre et l'état de raccourcissement qu'affecte le muscle chargé de l'opération.

Il faut que nous montrions, si la thèse ci-dessus exposée est exacte, que les variations de l'énergie, mise en mouvement par la création de l'élasticité de contraction, sont exactement symétriques aux variations de cette dernière, quand on fait varier l'influence de la charge et du raccourcissement de la contraction.

C'est à quoi nous allons nous attacher.

Article 1er. — De l'énergie consacrée à la création de l'élasticité musculaire dans le cas de contraction statique.

L'élasticité du muscle en contraction statique représente une quantité déterminée d'énergie, qu'il serait intéressant de prendre à sa source et de suivre dans ses

transformations successives. Pour le moment, contentons-nous de chercher ce que devient cette énergie, quand, après s'être fugitivement emmagasinée dans le muscle sous forme de force élastique, elle aboutit à sa transformation finale. Comme le travail que représente la création de cette force élastique est *tout intérieur*, l'énergie d'où elle procède devient fatalement tout entière de la chaleur sensible. Rien n'en est distrait par le *travail extérieur*, qui est exclusivement *statique*. Il est donc absolument certain que l'énergie qu'absorbe l'élasticité musculaire, dans les conditions statiques où nous l'envisageons, est incessamment et intégralement restituée sous la forme de chaleur sensible. Ainsi l'échauffement des muscles peut servir de mesure à l'énergie qui crée leur élasticité, c'est-à-dire leur état de contraction statique.

§ 1er. — Utilisation de la mesure de l'échauffement musculaire pour apprécier, chez l'homme, la valeur proportionnelle de l'énergie mise en mouvement par la contraction statique.

La mesure de l'énergie par celle de l'échauffement musculaire peut revêtir le caractère d'une détermination absolue, quand la masse échauffée et sa capacité calorique sont connues. On a fait déjà, sur les muscles de grenouille, bon nombre d'essais, pour déterminer ainsi, en microcalories, la valeur de l'énergie mise en mouvement par la contraction musculaire.

Mais j'ai dû, pour le moment, me contenter de *déter-*

minations relatives, bien suffisantes, du reste, pour le but poursuivi. En effet, c'est en expérimentant presque exclusivement sur l'homme que j'ai pu acquérir les faits propres à établir les lois des variations de l'élasticité de contraction. Donc, c'est aussi sur l'homme surtout qu'il convenait de chercher la corrélation existant entre ces variations et celles de l'échauffement, indice de l'énergie mise en mouvement par la création de l'élasticité musculaire. Or, sur l'homme, il ne fallait pas songer à obtenir autre chose que la mesure de l'échauffement relatif des muscles sur lesquels on fait porter les expériences.

Cette étude expérimentale, tout incomplets qu'en soient les résultats, exige beaucoup de temps, beaucoup de patience, beaucoup de soin; et encore reste-t-on exposé à des causes de trouble, qu'on ne peut éliminer entièrement, comme nous l'avons déjà dit, et qu'il faut seulement s'appliquer à réduire au minimum. J'ai surtout en vue, en ce moment, les conditions particulières de l'organe qui nous a servi à déterminer, avec une suffisante précision, les lois de la création de l'élasticité musculaire. La même précision ne peut être retrouvée dans l'étude des lois du mouvement énergétique qui accompagne cette création d'élasticité. C'est, en effet, dans la mesure de l'échauffement du muscle biceps, qu'il nous faut chercher les renseignements nécessaires pour déterminer les rapports existant entre les variations de l'élasticité et celles de l'énergie originelle correspondante. Or, nous devons rappeler que ce muscle et son congénère, le brachial antérieur, ont pour prin-

cipaux auxiliaires les muscles long supinateur et radiaux externes, dont le concours est loin d'être identique dans toutes les positions de l'avant-bras. La disposition de ces muscles auxiliaires, par rapport à l'articulation du coude, favorise d'autant plus leur action que l'avant-bras se fléchit davantage, au moins jusqu'à une certaine limite. Ils allègent donc le travail du biceps, moins dans les positions peu fléchies que dans les autres. C'est une cause de perturbations qu'il faut avoir toujours présente à l'esprit. Cause permanente, celle-là, à laquelle s'en ajoutent d'autres purement accidentelles dont il sera question plus loin.

Les expériences antérieures, celles de J. Béclard, entre autres, ont démontré que l'échauffement d'un muscle peut être apprécié à travers la peau qui le recouvre, à l'aide d'un thermomètre très sensible, pour peu que la cause de l'échauffement prolonge son action. J'ai donc eu recours à cette méthode pour mesurer, dans mes expériences, la température relative du biceps. On ne saurait, du reste, employer d'autre procédé. C'est le seul applicable quand les expériences, comme c'est le cas ici, ont besoin d'être très multipliées.

Je dois avouer qu'au début, je n'avais aucune confiance dans cette méthode. Il m'a fallu quelque temps avant de reconnaître qu'elle pouvait réellement donner des renseignements exacts sur le mouvement énergétique qui accompagne la contraction musculaire.

Principes sur lesquels repose l'emploi de la méthode. — Le mode de manifestation de l'échauffement révélé

par le thermomètre appliqué sur la peau, quand il y a contraction musculaire, est bien fait du reste pour inspirer, au premier abord, une certaine défiance.

L'échauffement, en effet, est fort souvent précédé d'un léger refroidissement (1) qui se produit avec une certaine lenteur et ne s'arrête parfois qu'après une et même deux minutes. Puis survient l'élévation de la colonne thermométrique ; et cette élévation ne met pas moins de quatre, cinq, six, sept, huit minutes et même davantage avant d'arriver à son maximum. C'est au moins ainsi que les choses se passent lorsque la contraction a été assez prolongée pour produire un effet thermique notable.

Il est certain qu'on n'est guère préparé à de tels caractères de l'échauffement musculaire, dans le cas de contraction, par les résultats des expériences classiques exécutées sur les muscles isolés des animaux à sang froid. Mais quand on analyse soigneusement les conditions dans lesquelles s'exécutent les expériences sur les muscles des animaux à sang chaud, à l'état physiologique, il devient facile de comprendre le mode de manifestation des phénomènes thermiques qui accompagnent la contraction musculaire dans ces expériences.

Le premier point à retenir, c'est que le tissu même du muscle biceps n'a pas exactement, si ce n'est dans

(1) On observe ce refroidissement même quand on se sert d'aiguilles thermo-électriques implantées dans le muscle pour déterminer les variations de température de l'organe. Voir *Comptes rendus de la Société de biologie*, 1880. — *Température des muscles contracturés*, par Brissaud et Regnard, qui ont bien interprété le phénomène.

ses parties les plus profondes, la température du sang artériel qui l'irrigue en s'y renouvelant sans cesse. On sait, depuis les études de Cl. Bernard, pourquoi il en est ainsi. Les muscles des membres sont exposés à perdre, par conduction et rayonnement, plus de chaleur que ces organes n'en produisent; et le déficit arriverait assez vite à être considérable, s'il n'était incessamment comblé par la chaleur du sang artériel qui traverse les muscles.

A signaler maintenant ce point important, qu'au moment d'une contraction, les vaisseaux capillaires du tissu musculaire sont plus ou moins comprimés par ce tissu, d'où le sang tend à être expulsé.

Enfin, troisième point tout à fait capital, l'état d'activité du tissu musculaire y détermine une accélération considérable de la circulation. J'ai pu, avec la collaboration de M. Kaufmann, constater que le muscle reçoit en moyenne, cinq fois plus de sang dans l'état d'activité que dans l'état de repos (1). Et ce n'est pas précisément quand le muscle est contracté que se manifeste cette accélération. Elle se montre surtout au moment du relâchement musculaire, lorsque les vaisseaux cessent d'être comprimés par le tissu propre du muscle. Cette suractivité de la circulation est en rapport avec la suractivité des combustions, sources du travail physiologique du muscle. Elle est donc nécessairement proportionnelle à ce travail, puisqu'elle a pour objet l'apport au muscle, en quantité suffisante, des matériaux

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIII, 1886, 22 novembre; t. CIV, 1887, 25 avril et 16 mai.

de ces combustions et l'entraînement des déchets qui en résultent.

A l'aide de ces notions, on s'explique parfaitement les modifications que le travail introduit dans la calorification du muscle.

Au début, le sang est expulsé des vaisseaux par la contraction. Comme il est légèrement plus chaud que le muscle, celui-ci tend à se refroidir.

Mais l'effet de la suractivité des combustions ne tarde pas à se produire et le tissu musculaire s'échauffe. Il s'échauffe, non seulement parce qu'il se fait sur place plus de chaleur, mais encore parce que le sang, plus activement renouvelé, en apporte davantage. Et cet afflux plus considérable du sang se produisant surtout au moment où le muscle entre en repos, il n'est pas étonnant que l'élévation de la colonne mercurielle du thermomètre, appliqué sur la peau, se continue pendant un certain temps après la contraction.

Peut-être y a-t-il lieu, pour expliquer cette prolongation de l'effet thermique extérieur de la contraction, de faire intervenir aussi, pour une certaine part, la mauvaise conductibilité des tissus animaux. La chaleur sensible dégagée dans les parties profondes du muscle n'arrive à la peau que peu à peu, en sorte que l'effet thermique du travail musculaire se constate superficiellement, avec sa valeur maxima, quand la cause qui produit cet effet a déjà cessé depuis quelque temps. Mais la véritable influence à laquelle il faut attribuer ce phénomène réside dans la durée de la suractivité circulatoire provoquée par la contraction. En effet, ce phénomène ne

se constate pas qu'avec le thermomètre appliqué à la peau. Brissaud et Regnard l'ont observé avec les aiguilles thermo-électriques implantées profondément dans les muscles contracturés.

En résumé, deux causes concourent à l'échauffement du muscle en contraction : il se produit plus de chaleur sur place et le sang en apporte davantage. Ces deux causes agissent exactement dans le même sens, étant rigoureusement subordonnées l'une à l'autre. En effet, la suractivité des combustions intramusculaires provoque forcément la suractivité de la circulation, parce que c'est celle-ci qui alimente celles-là. Il faut se féliciter de cette double intervention. C'est sans doute au grossissement qui en résulte, pour l'effet thermique de la contraction musculaire, qu'on doit de pouvoir étudier, chez l'homme, le mouvement énergétique déterminé par cette contraction. On serait privé de cette ressource si le muscle biceps était, comme les organes profonds de la cavité abdominale, plus chaud que le sang afférent. Le muscle céderait à celui-ci la chaleur qui est engendrée au moment de la contraction, et cette chaleur incessamment emportée par le sang deviendrait beaucoup moins perceptible aux instruments chargés de la déceler sur place.

Une dernière remarque doit être consignée ici. La différence qui existe dans l'activité de la circulation intramusculaire, pendant le repos et pendant le travail, est surtout marquée au début de l'exercice du muscle. Il en résulte — et ce point mérite d'être signalé — que les toutes premières constatations thermiques, dans

le cas de contraction, sont exposées à donner l'indication d'un échauffement un peu exubérant.

Instrumentation et manuel opératoire. — L'instrument dont je me suis servi dans mes expériences est un thermomètre centigrade, divisé en cinquantièmes de degré et permettant très bien, à l'aide de la loupe, la lecture exacte des centièmes de degré. La tige est longue de 28,5 centimètres. La graduation ne commence qu'à 6,5 centimètres du réservoir ; elle n'est donc pas exposée à être cachée par le bandage qui maintient celui-ci appliqué sur la face antérieure du bras. Cette graduation va seulement de 32° à 38°. Le réservoir est un peu volumineux (longueur : 47 millimètres ; diamètre : 8,5 millimètres). Mais il est difficile de l'avoir plus petit, si l'on veut que la colonne mercurielle soit facile à suivre.

Pour placer l'instrument, on fait fléchir à angle droit l'avant-bras du sujet, et l'on tend le biceps en opposant de la résistance à la flexion. On détermine ainsi plus aisément la partie moyenne du muscle, et, sur la face antérieure de cette partie moyenne, on applique le réservoir du thermomètre, dans une direction croisant légèrement le grand axe du muscle de haut en bas et de dehors en dedans.

Le réservoir est maintenu par une première bande de flanelle, dont les tours, modérément serrés, le débordent au-dessous et au-dessus. Puis on applique sur la partie antérieure du bandage un large tampon de coton cardé, que l'on maintient avec une seconde bande de flanelle. La tige du thermomètre émerge au-dessus du

bandage en avant et en dehors du bras et se prête ainsi très bien aux lectures.

Il faut que le bandage, tout en maintenant exactement le thermomètre, laisse à l'avant-bras la liberté entière de ses mouvements et lui permette de prendre toutes les positions indiquées par les exigences de l'expérimentation.

L'avant-bras est ensuite garni de l'armature dont il a été question ci-devant, pour la suspension des charges qui doivent être équilibrées par les fléchisseurs de l'avant-bras.

Enfin, le sujet se place sur le plateau *ad hoc* dans la position décrite pour l'étude de l'élasticité musculaire (*Voy. p.* 23 *et suiv.*).

Sujets d'expériences. — Ceux qui conviennent le mieux sont les sujets bien musclés, à la fois maigres, secs et vigoureux. Il suffit, pour toute préparation, qu'ils soient en manches de chemise. En relevant jusqu'à l'aisselle et l'épaule la manche du côté où l'on opère on découvre assez le bras pour appliquer convenablement le thermomètre.

Conditions favorables aux expériences. — Il est bon d'opérer le matin, avant que les sujets aient été exposés aux agitations de la vie extérieure, et dans un milieu à température à peu près constante, ni trop haute ni trop basse. Mes meilleures expériences ont été faites à mon domicile particulier, dans un sous-sol dont la température se maintenait presque constamment entre 13° et 14°,

et sur deux jeunes gens de ma famille qui étaient pris au sortir du lit.

Procédés à suivre pour l'emploi de la méthode. — Les difficultés qui environnent de telles expériences m'ont engagé à rechercher les moyens de réduire au minimum les erreurs auxquelles exposent ces difficultés. En somme, il n'y a à choisir qu'entre deux procédés.

Premier procédé. — Le premier procédé consiste dans l'emploi de la méthode tel qu'il a été indiqué par J. Béclard. Les expériences destinées à mesurer l'échauffement proportionnel déterminé par la contraction musculaire se succèdent une à une, avec les charges ou les raccourcissements différents que l'on désire comparer, et toujours *dans les mêmes conditions* : 1° on attend, avant de commencer une expérience que la température étalon de l'état de repos du muscle soit bien fixe ; 2° on ne recommence une autre expérience que quand le muscle a récupéré, à peu près exactement et fixément, cette température étalon de l'état de repos.

Toutes mes premières expériences ont été faites ainsi. Elles ont été fort laborieuses. Le succès dépend, en effet, de l'éloignement de toutes les conditions capables de modifier la circulation générale. Or, on ne les a point entre les mains. Aussi arrive-t-il assez fréquemment qu'après une expérience, la température du muscle ne s'abaisse pas avec la régularité habituelle ; la colonne thermométrique met un temps fort long avant de revenir et de se fixer aux environs de son point de départ.

L'attente épuise alors la patience du sujet d'expérience et de l'expérimentateur, et l'on finit par renoncer à poursuivre la série commencée, qui est alors perdue.

Mais quand les expériences ne subissent pas ces perturbations, les résultats sont fort nets et très intéressants. Toutefois, ce n'est pas l'emploi de ce premier procédé que je recommanderai le plus à ceux qui voudront contrôler mes recherches. Avec ce procédé, les opérations sont exposées à être trop longues, trop laborieuses et d'une réussite trop aléatoire.

Deuxième procédé. — Ce deuxième procédé est sujet à moins d'aléas; il a l'avantage de donner presque constamment des résultats utilisables, et il permet, tout aussi bien que l'autre, l'établissement de moyennes, représentant avec une exactitude suffisante le phénomène de l'échauffement musculaire dû à l'état de contraction.

C'est un procédé en quelque sorte accumulatif. Une expérience succède à une autre sans interruption, aussitôt que l'on connaît le résultat de cette dernière, c'est-à-dire la hauteur maxima à laquelle s'arrête la colonne thermométrique après la mise en jeu de l'activité du muscle. N'ayant point à attendre le retour, souvent problématique, de la température du muscle à son point de départ, on peut faire ainsi, sans s'arrêter, un grand nombre d'épreuves, pour comparer l'échauffement dans les conditions variées de la création de l'élasticité musculaire.

L'accumulation des effets thermiques résultant de

cette manière de faire implique une élévation graduelle de la température étalon de l'état de repos musculaire. De fait, il peut arriver que cette température soit, à la dernière expérience, plus élevée qu'à la première, d'un degré et même davantage. L'échauffement absolu causé par chaque contraction tend alors à diminuer, au moins vers la fin des expériences. Mais il n'y a pas de raison pour que les divers échauffements, dans les conditions variées que l'on compare, ne conservent point entre eux les mêmes rapports différentiels.

Lecture et utilisation des indications fournies par le thermomètre. — Quel que soit le procédé employé, on doit, pour tirer parti des résultats qu'il fournit, établir certaines règles qu'on appliquera dans tous les cas.

La première concerne la manière de recueillir les indications thermométriques. Il faut, à partir du début de l'expérience jusqu'à la fin, observer et noter, sur un tableau préparé à l'avance, de minute en minute, toutes les oscillations de la colonne thermométrique : d'abord pendant la durée de la contraction, moment où se produit l'abaissement initial; puis après, jusqu'à ce que l'ascension thermométrique s'arrête. Mes observations, extrêmement multipliées, m'ont appris que, dans les conditions où il est utile de faire les expériences, et quand celles-ci sont à peu près régulières, l'ascension s'arrête bien avant la dixième minute qui suit la contraction ou atteint à peine cette durée. Si la température continue à monter après cette dixième minute, c'est que la circulation a été modifiée par une cause accidentelle étrangère

au travail musculaire; l'expérience est alors à rejeter.

La deuxième règle s'applique à la manière de fixer la valeur de l'échauffement décelé par le thermomètre. Cette valeur est donnée, bien entendu, par l'ascension de la colonne mercurielle. Mais d'où faut-il faire partir cette ascension? Est-ce du point qu'atteignait la colonne immédiatement avant la contraction, ou bien de celui où le mercure a été abaissé par le refroidissement initial du muscle? C'est évidemment cette dernière manière qu'il faut adopter, car la chaleur nécessaire à la neutralisation du refroidissement fait nécessairement partie de celle qui, d'après les principes ci-devant posés, représente la proportion d'énergie mise en mouvement par le phénomène de la contraction musculaire.

Les tableaux établis d'après ces règles, pour chaque expérience comparative, présentent assez souvent les écarts accidentels en provenance de modifications circulatoires intercurrentes. Aussi répéterai-je qu'il importe de faire les comparaisons, entre les diverses conditions de l'expérience, en constituant des moyennes avec les chiffres fournis par ces tableaux. Il importe non moins, répéterai-je encore, de multiplier le plus possible les expériences, pour donner une plus large base aux moyennes d'ensemble. Après mes premières expériences d'essai, que j'ai déjà dit n'avoir entrepris qu'avec une véritable répugnance, j'avais été tenté de renoncer à les poursuivre. Ces premiers essais avaient donné des résultats très irréguliers, peut-être moins à cause de mon inexpérience que par l'effet du hasard, qui avait exceptionnellement accumulé les causes perturbatrices acci-

dentelles. Heureusement que la nature de ces causes perturbatrices me fut révélée à temps, quand je me fus rendu compte du véritable mécanisme de l'échauffement déterminé par la contraction musculaire et du rôle important que jouent, dans ce mécanisme, les modifications circulatoires.

Je terminerai, sur ce sujet, en présentant, comme exemples, deux tableaux contenant le détail des résultats obtenus avec chacun des deux procédés expérimentaux. Ces exemples donneront une idée suffisante des éléments avec lesquels ont été constituées les moyennes de l'échauffement, dans les divers cas qui vont être successivement examinés. Je n'ai pas l'intention, en effet, de donner autre chose que le résultat d'ensemble contenu dans ces moyennes. Il serait absolument inutile de décrire par le menu chacune des expériences fort nombreuses auxquelles chaque sujet d'étude a donné lieu.

N° 1. — Exemple d'expérience exécutée d'après le premier procédé.

Emprunté à l'étude de l'échauffement qui est déterminé par la contraction statique dans le cas de charge variable avec même raccourcissement.

12 avril 1890. — Température ambiante : 14°. — Charges de 1, 3 et 5 kil. supportées pendant 2 minutes, l'avant-bras étant fléchi à angle droit — Le sujet lisait et n'interrompait sa lecture que pendant le soutien de la charge.

N° D'ORDRE et CHARGE.	HEURE de L'EXPÉRIENCE	MOMENT DES LECTURES thermométriques.		INDICATIONS THERMOMÉTRIQUES.	ÉCHAUFFEMENT.	OBSERVATIONS.
I. — 1 kil.	8 heures du matin.	Pendant la contract.	Début.	33°80 (1)	0°,08	(1) La colonne thermométrique, observée pendant 20 minutes, n'a éprouvé que de légères oscillations autour de ce point, après l'avoir atteint. Elle y était fixée depuis 5 minutes quand l'expérience a été commencée. Après l'expérience, cette colonne s'abaissa très lentement mais assez régulièrement, quoique avec oscillations.
			Après 1m.	33.79		
			— 2	33.78		
		Après la contract.	— 3	33.78		
			— 4	33.80		
			— 5	33.82—		
			— 6	33.85—		
			— 7	33.85+		
			— 8	33.86		
			— 9	33.86+		
			— 10	33.86		
			— 11	»		
			— 12	»		
II. — 3 kil.	8 heures 50 minutes.	Pendant la contract.	Début.	33°79 (2)	0°,19	(2) Cette température se maintenait à peu près fixe depuis 10 minutes quand l'expérience a été commencée. Après l'expérience, il a fallu que le sujet séjournât dans une pièce froide pour obtenir une baisse sensible de la température, qui, du reste, resta plus élevée qu'après la première expérience.
			Après 1m.	33.78		
			— 2	33.75		
		Après la contract.	— 3	33.76		
			— 4	33.79		
			— 5	33.84		
			— 6	33.88		
			— 7	33.91		
			— 8	33.92		
			— 9	33.93—		
			— 10	33.93+		
			— 11	33.94—		
			— 12	33.94—		
III. — 5 kil.	10 heures 10 minutes.	Pendant la contract.	Début.	33°84 (3)	0°,46	(3) La colonne thermométrique oscillait autour de ce point depuis un quart d'heure quand l'expérience fut commencée.
			Après 1m.	33.82		
			— 2	33.79		
		Après la contract.	— 3	33.84		
			— 4	33.90		
			— 5	33.98		
			— 6	34.06		
			— 7	34.12		
			— 8	34.17		
			— 9	34.21		
			— 10	34.23		
			— 11	34.24+		
			— 12	34.25—		

N° 2. — Exemple d'expérience exécutée d'après le 2e procédé.

21 juin 1890. — Température ambiante : 19°. — Mêmes conditions que celles de l'exemple n° 1, mais sujet différent.

VALEUR de la CHARGE.	MOMENT DES LECTURES thermométriques.		INDICATIONS THERMOMÉTRIQUES.				RÉCAPITULATION DE LA VALEUR des échauffements.
			II (1).	V.	X.	XI.	
N° 1. — 1 kil.	Pendant la contract.	Début.	35°11	35°38	35°70	35°65	II. 0°,10
		Après 1m.	35.08	35.36	35.66	35.63	V. 0°,02
		— 2	35.06	35.35	35.64	35.58	X. 0°,01+
	Après la contract.	— 3	35.09	35.35	35.64	35.58	XI. 0°,02+
		— 4	35.13	35.36	35.64	35.60	
		— 5	35.14	35.37	35.64+	35.60+	Total 0°,15++
		— 6	35.14+	35.37	35.65	35.60++	
		— 7	35.15	35.37+	35.65+	35.60+	Moy. 0°,0375+
		— 8	35.15+	35 37	35.65+	»	
		— 9	35.16	»	35.65+	»	
		— 10	35.16	»	»	»	
			III.	VI.	IX.	XII.	
N° 2. — 3 kil.	Pendant la contract.	Début.	35°16	35°38	35°66	35°60	
		Après 1m.	35.10	35.36	35.65	35.57	
		— 2	35.06	35.33	35.62	35.52	III. 0°,15+
	Après la contract.	— 3	35.06	35.34	35.64	35.52	VI. 0°,17
		— 4	35.12	35.39	35.66+	35.54	IX. 0°,08
		— 5	35.14	35.42+	35.69	35.56+	XII. 0°,08
		— 6	35.17	35.46	35.70	35 58	
		— 7	35.18	35.46+	35.70	35.59	Total 0°,48
		— 8	35.19	35.48	»	35.60—	
		— 9	35.20	35.48+	»	35.60	Moy. 0°,1200
		— 10	35.21	35.50	»	35.60	
		— 11	35.21	35.50	»	»	
		— 12	35.21+	»	»	»	
			IV.	VII.	VIII.	XIII.	
N° 3. — 5 kil.	Pendant la contract.	Début.	35°22	35°50	35°54	35°60	
		Après 1m.	35.17	35.45	35.49	35.61	
		— 2	35.15	35.41++	35.47	35.58	IV. 0°,23
	Après la contract.	— 3	35.16+	35.43	35.49	35.61	VII. 0°,12
		— 4	35.22+	35 48	35.55	35.66	VIII. 0°,19
		— 5	35.27	35.50	35.60	35.70	XIII. 0°,18
		— 6	35.31	35.52	35.63	35.73—	
		— 7	35.34	35.52+	35.64+	35.74+	Total 0°,72
		— 8	35.36	35.53	35.66	35.76	
		— 9	35.37	35.53	35.66	35.76	Moy. 0°,1800
		— 10	35.37+	»	»	»	
		— 11	35.38	»	»	»	
		— 12	35.38+	»	»	»	

(1) Cette expérience n° II avait été précédée d'une expérience n° I, qui a été rejetée, parce qu'après la 12e minute la température a continué à s'élever d'une manière très notable.
Les chiffres romains indiquent l'ordre de succession des expériences.

Ces exemples ne sont pas choisis parmi les meilleurs types que j'aurais pu produire. Je les ai pris parce que ce sont les premiers que j'ai rencontrés en cherchant, dans la masse de mes documents, deux cas exactement comparables au point de vue des conditions expérimentales.

Je vais exposer maintenant les résultats obtenus dans les expériences qui ont eu pour but de comparer les variations du mouvement énergétique musculaire, décelé par l'échauffement, dans les deux conditions fondamentales que l'on connaît :

1° Charge variable avec même raccourcissement musculaire ;

2° Raccourcissement musculaire variable, avec même charge soutenue.

§ 2. — LA LOI DE L'ÉCHAUFFEMENT QUE DÉTERMINE, CHEZ L'HOMME, LA CRÉATION DE L'ÉLASTICITÉ, DANS LE MUSCLE EN CONTRACTION STATIQUE, MAINTENU PAR LA VOLONTÉ EN ÉTAT DE RACCOURCISSEMENT UNIFORME SOUS LA TRACTION DE CHARGES VARIABLES.

L'expérience qui permet d'établir cette loi est bien simple. L'avant-bras, maintenu horizontalement, c'est-à-dire fléchi à angle droit sur le bras en position verticale, est garni de son armature, à laquelle on accroche des poids différents. Ces poids sont successivement soutenus pendant le même temps, et l'on compare les modifications que le travail de soutien introduit dans la température du muscle biceps.

a. *Premières expériences.* — J'ai donné, dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences* (1), les résultats des premières expériences que j'ai exécutées pendant

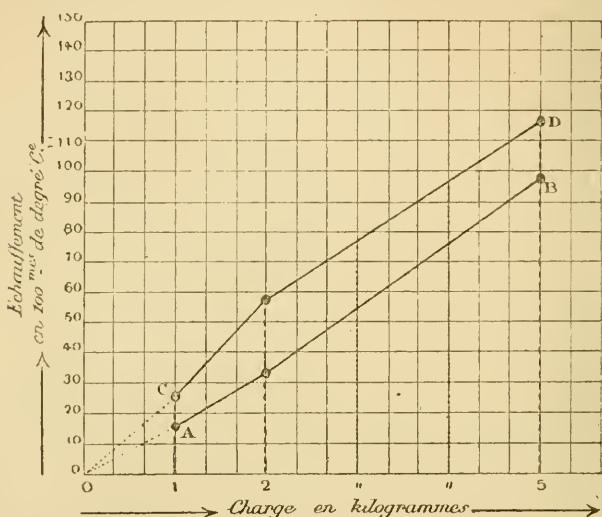


Fig. 10. — *Graphiques résumant les résultats des expériences sur la loi de l'échauffement du biceps dans le cas de raccourcissement musculaire constant et de charge variable.*

AB, croissance de l'échauffement avec la charge sur le premier sujet : deux minutes de soutien; avant-bras fléchi à angle droit.

CD, croissance de l'échauffement sur le deuxième sujet : même flexion de l'avant-bras; quatre minutes de soutien.

Ces graphiques doivent être rapprochés de ceux qui montrent la croissance de la force élastique du muscle sous l'influence de la croissance des charges (figure 1re). La comparaison prouve que la croissance des charges produit symétriquement l'accroissement de l'élasticité active et de la quantité d'énergie consacrée à sa création.

l'hiver de 1889-90, sur deux sujets présentant des conditions très favorables à ce genre de recherches. Ces

(1) *Comptes rendus*, t. CXI, 7 juillet 1890.

résultats méritent de trouver place ici. Je suis cependant plus que jamais autorisé à répéter ce que j'ai dit dans ma communication préalable à l'Académie, à savoir que ce sont des éléments recueillis à l'époque où je n'étais pas encore en possession d'un bon mode opératoire.

Dans ces expériences, l'avant-bras soutenait tantôt un poids de 1 kilogramme, tantôt un poids de 2 kilogrammes, tantôt un poids de 5 kilogrammes. Je n'ai pas cherché une variation plus étendue dans les charges. En raison du temps, quelquefois fort long, qu'exige chaque expérience, pour l'obtention d'une température-étalon suffisamment fixe, il est déjà assez difficile de faire, en série continue, une expérience complète avec trois charges.

Voici les chiffres moyens obtenus, dans cinq expériences, sur un des sujets, pour l'échauffement correspondant au soutien, pendant deux minutes, de chacune des trois charges :

Charge de	1	kilog.	Échauffement	0°,17
—	2	—	—	0°,32
—	5	—	—	0°,98

Sur un autre sujet, et avec une durée de quatre minutes pour le soutien de la charge, la moyenne de trois expériences a donné les chiffres suivants :

Charge de	1	kilog.	Échauffement	0°,25
—	2	—	—	0°,58
—	5	—	—	1°,15

Les résultats de ces deux séries d'expériences ont été

représentés graphiquement dans le schéma de la fig. 10.

Dans les deux séries d'expériences, l'échauffement déterminé par la charge 1 est approximativement contenu deux fois dans celui de la charge 2 et cinq fois dans l'échauffement correspondant à la charge 5. L'approximation est sans doute un peu lointaine. Mais dans des expériences de cette nature, exposées à tant d'aléas, il est bien difficile d'arriver plus près du but. Il y a là, en tous cas, une tendance très marquée vers ce but, des indications sûres, très précieuses, qui nous montrent l'échauffement croissant avec la charge, c'est-à-dire avec la force élastique qui fait équilibre à celle-ci.

b. *Expériences ultérieures.* — J'aurais pu me tenir aux bons résultats obtenus dans mes premières expériences. Mais quand, mieux renseigné sur les causes directes de l'échauffement et les conditions de sa constatation, j'ai pu répéter ces expériences avec plus de sûreté et moins d'embarras, je n'y ai pas manqué.

Ces expériences ultérieures, en me fournissant des chiffres plus rapprochés peut-être de la réalité, ne m'ont pas donné — et ne pouvaient me donner, du reste — des résultats comparatifs plus exacts. J'y ai appliqué le premier et le deuxième procédé de la méthode. Les deux exemples cités, dans l'exposition générale de celle-ci, appartiennent justement l'un et l'autre à cette série nouvelle. Ils suffisent à montrer que cette série a été absolument confirmative de la première. Je me borne à cette simple mention, qui était nécessaire, mais qu'il est inutile d'entourer de longs développements.

En résumé, les indications fournies par la double série de mes expériences sont assez démonstratives pour nous permettre d'affirmer qu'*à raccourcissement égal du muscle, l'échauffement, mesure proportionnelle de l'énergie dépensée pour le soutien d'une charge, croît et décroît avec cette charge, c'est-à-dire comme l'élasticité créée pour lui faire équilibre.*

Donc, le muscle qui soutient la charge pourrait être à peine raccourci et ne contenir, pour ainsi dire, que de l'élasticité effective, comme c'est le cas dans la figure 1. Il serait alors permis de se servir de cette figure pour représenter schématiquement les relations qu'affecte la croissance du travail statique, constitué par le soutien de la charge, avec la croissance de l'énergie qu'exige la création de l'élasticité au moyen de laquelle le muscle fait ce travail statique. Les colonnes *b*, striées longitudinalement, resteraient les représentants de la charge ; les colonnes *c* figureraient indifféremment ou l'élasticité créée, ou le travail statique qui en procède, ou l'énergie consacrée à la création de cette élasticité. *Cette représentation schématique fait ainsi parfaitement voir que l'élasticité musculaire et l'énergie qui en est la source, exactement équivalentes, croissent et décroissent ensemble, en même temps que les charges, quand le raccourcissement musculaire ne varie pas.*

c. *Expériences confirmatives sur les muscles isolés de la grenouille.* — La conclusion ci-dessus exposée mérite d'autant plus confiance qu'elle est confirmée par les expériences sur les muscles isolés de la grenouille. J'ai

eu le plaisir de constater que les expériences de thermodynamique, faites antérieurement par d'autres physiologistes, contiennent les éléments d'une démonstration analogue à la mienne, quoiqu'elles aient été exécutées dans un tout autre but que celui de plaider en faveur de ma thèse. J'indiquerai particulièrement les expériences de Heidenhain, expériences dont j'ai pu vérifier l'exactitude. Il en sera seulement question plus loin, parce qu'il y a intérêt à les rapprocher de celles qui ont rapport aux variations de l'échauffement dans le cas de charge constante et de raccourcissement musculaire variable.

§ 3. — Loi de l'échauffement que détermine chez l'homme la création de l'élasticité dans le muscle en contraction statique, maintenu par la volonté en état plus ou moins prononcé de raccourcissement, sous la traction d'une même charge.

Nous abordons maintenant un des sujets les plus intéressants de toute la thermodynamique physiologique.

Reportons-nous au schéma n° 2 montrant les relations de l'*élasticité effective* avec le raccourcissement musculaire. Nous y voyons que cette *élasticité effective*, c'est-à-dire la force apparente du muscle, celle qui fait équilibre à la charge, reste constante quand celle-ci ne varie pas, quel que soit le degré du raccourcissement. Or, en étudiant les rapports de la charge soutenue avec l'*énergie* consacrée à la création de l'*élasticité effective* qui opère le soutien, nous venons de voir que celle-ci et celle-là

sont toujours équivalentes. Allons-nous donc trouver qu'un muscle soutenant une même charge met en mouvement la *même* quantité d'énergie avec tous les degrés du raccourcissement de la contraction?

Mais il n'y a pas que l'*élasticité effective* qui intervienne dans le cas dont il vient d'être question. Il faut tenir compte de la part d'élasticité qui ne se traduit pas par le *travail extérieur*, c'est-à-dire par l'équilibration de la charge : part variable puisqu'elle s'ajoute à la première en quantité d'autant plus considérable que le raccourcissement musculaire est plus prononcé.

En réalité, l'élasticité créée par le muscle en contraction statique est proportionnelle au degré de raccourcissement qu'affecte le muscle. On est donc autorisé à supposer que la valeur de l'énergie créatrice est également proportionnelle au raccourcissement musculaire.

C'est en faveur de l'une ou l'autre de ces deux solutions que se prononceront les indications données par l'échauffement du muscle. Le principe de l'équivalence nous fait assez prévoir le résultat que nous allons rencontrer. Voyons d'abord ce que nous apprennent les expériences faites sur l'homme.

a. *Premières expériences faites sur l'homme, pour apprécier l'influence du degré de raccourcissement du biceps soutenant une charge, sur l'échauffement du muscle.* — J'ai fait dans le courant de l'hiver, d'après le premier procédé (1), trois catégories d'expériences, pour me-

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CXI, p. 20 et suiv.

surer la valeur de l'échauffement déterminé par le soutien, pendant 2 ou 4 minutes, d'un poids de 3 ou de 5 kilogrammes, dans les trois conditions suivantes :

1° Le poids était supporté par l'avant-bras alternativement dans deux positions différentes : l'une, rapprochée de l'extension extrême; l'autre, rapprochée de la flexion extrême.

2° L'avant-bras supportant le poids était incliné sous un même angle de faible valeur, tantôt au-dessous, tantôt au-dessus de la position horizontale.

3° Enfin, on faisait passer l'avant-bras soutenant le poids par quatre ou cinq degrés de flexion de plus en plus prononcés, à partir du plus faible.

A. Ce sont les expériences de la première catégorie que j'ai le plus multipliées. Toutes ont permis de constater une grande différence entre l'échauffement du muscle à peine raccourci et celui du muscle très raccourci.

Ainsi, avec un poids de 5 kilog. soutenu pendant 2 minutes, l'échauffement moyen constaté dans les expériences (fig. 11. Schéma AB) a été le suivant :

	Échauffement.
Avant-bras très peu fléchi (biceps peu raccourci).	0°,21 (1)
Avant-bras très fléchi (biceps très raccourci).....	1°,12

C'est à peu près la même proportion que j'ai obtenue dans deux expériences faites sur un autre sujet et dans

(1) Ce schéma appelle une petite rectification. L'extrémité inférieure du graphique AB doit être placée sur l'ordonnée — 60° et non pas sur l'ordonnée — 70°.

lesquelles un poids de 2 kilog. a été soutenu pendant 4 minutes.

B. Les expériences de la deuxième catégorie ont été instituées pour établir la comparaison précédente, en éloignant les causes d'erreur qu'entraînent les trop grands écarts dans la flexion de l'avant-bras, et en faisant agir le muscle dans deux positions exactement symétriques, quant au mode d'incidence des puissances musculaires sur les leviers osseux.

La flexion étant de 10 degrés au-dessus ou au-dessous de l'horizontale, le poids soutenu 5 kilog. et la durée du soutien 2 minutes, dans quatre expériences sur le même sujet (fig. 11. Schéma CD), on a obtenu les chiffres moyens suivants :

	Échauffement.
Flexion de — 10°......................	1°,00
Flexion de + 10°......................	1°,29

Sur le même sujet, l'écart étant plus grand entre les deux raccourcissements (fig. 11. Schéma EF), la moyenne de deux expériences, avec soutien du même poids pendant le même temps, a donné :

	Échauffement.
Flexion de — 20°......................	0°,78
Flexion de + 20°......................	1°,34

C. Quant aux expériences de la troisième catégorie je n'ai pu en mener que deux jusqu'au bout, sur des sujets différents. Les autres expériences sont restées en chemin, faute de temps pour obtenir tous les termes de

la comparaison (la stabilité de la température-étalon ne s'établissant qu'avec une très grande lenteur).

N° 1 (fig. 11. Schéma GH). — Poids de 2 kilogrammes soutenu pendant 2 minutes :

Position de l'avant-bras.	Échauffement.
Angle de — 40°	0°,28
Angle de — 20°	0°,50
Avant-bras horizontal	0°,67
Angle de + 20°	0°,78
Angle de + 40°	0°,88

N° 2 (fig. 11. Schéma IJ). — Poids de 5 kilogrammes soutenu pendant 2 minutes :

Position de l'avant-bras.	Échauffement.
Angle de — 30°	0°,88
Angle de — 10°	1°,18
Angle de + 10°	1°,50
Angle de + 30°	1°,64

On voit donc que, malgré les énormes difficultés dont sont entourées de telles expériences, sur l'espèce humaine, nous sommes arrivés à des résultats dont il est facile de tirer la réponse à la question qu'elles avaient pour but de résoudre. L'échauffement du biceps ne s'est pas manifesté avec le caractère d'uniformité dont la prévision était d'apparence plausible, d'après la première loi démontrée sur les rapports de la charge avec l'élasticité effective et l'énergie d'où procède celle-ci. *Cet échauffement croît avec le raccourcissement, quoique la charge — partant l'élasticité effective du muscle et le travail statique corrélatif — ne varie pas.* La croissance ne pouvait être et n'est certes pas régulière.

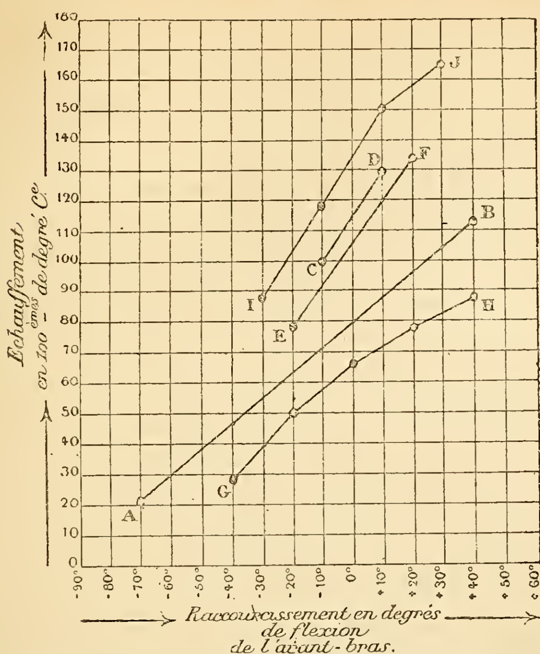


Fig. 11. — *Représentation graphique des résultats obtenus dans les cinq séries d'expériences destinées à établir la loi de l'échauffement du biceps dans le cas de charge constante et de raccourcissement musculaire variable.*

AB, différence de l'échauffement produit par deux raccourcissements très différents du biceps (série A, premier sujet. Charge de 5 kilogrammes soutenue pendant deux minutes).

CD, différence de l'échauffement produit par deux raccourcissements peu éloignés l'un de l'autre (série B, deuxième sujet. Charge de 5 kilogrammes soutenue pendant deux minutes).

EF, *la même* avec écart plus sensible entre les valeurs des deux raccourcissements (série B, deuxième sujet. Charge de 5 kilogrammes soutenue pendant deux minutes).

GH, courbe de l'échauffement dans l'expérience faite avec cinq raccourcissements différents (série C, premier sujet. Charge de deux kilogrammes soutenue pendant deux minutes).

IJ, courbe de l'échauffement dans l'expérience faite avec quatre raccourcissements différents (série C, troisième sujet. Charge de 5 kilogrammes soutenue pendant deux minutes).

Malgré la diversité des sujets et des conditions expérimentales et les inévitables défectuosités de ces dernières, la forme d'ensemble des graphiques représentant les résultats des expériences se prononce toujours dans le même sens général : toutes choses égales d'ailleurs, l'échauffement — donc la consommation d'énergie — croît avec le raccourcissement du muscle, c'est-à-dire avec sa force élastique.

Comme le montrent très bien les graphiques de la figure 11, il n'existe pas de proportionnalité exacte entre l'échauffement et le degré de raccourcissement du muscle. Mais il n'y a guère à douter que cette imperfection dans la proportionnalité ne tienne à l'imperfection même de l'expérimentation. Il faut en accuser surtout les conditions, signalées ci-devant, qui, suivant le degré de flexion de l'avant-bras, modifient la participation du biceps au soutien de la charge. Les indications générales des chiffres de nos expériences, les graphiques qui traduisent schématiquement ces indications, sont tels qu'on peut avancer hardiment la proposition suivante :

L'échauffement, indice de l'énergie dépensée par le muscle pour le soutien d'une même charge, augmente ou diminue avec et comme le raccourcissement de la contraction, c'est-à-dire proportionnellement à l'élasticité que le raccourcissement communique au muscle.

Donc, dans ce cas encore, il existe une symétrie parfaite entre les variations de l'énergie et celles de l'élasticité. De cette symétrie, nous concluons, non pas seulement à la proportionnalité des deux valeurs *élasticité*, *énergie chimique créatrice de l'élasticité*, mais à une équivalence parfaite de ces deux valeurs. Des preuves directes de cette équivalence seront retrouvées plus loin dans l'étude de l'énergie mise en mouvement par la contraction dynamique.

b. *Deuxième série des expériences faites sur l'homme en vue de déterminer l'influence qu'exerce le degré de*

raccourcissement musculaire sur l'échauffement produit par la contraction statique. — Au moment où je communiquais à l'Académie des sciences les résultats que je viens de consigner ci-devant, j'en avais déjà commencé la vérification en employant le deuxième procédé de la méthode. Mes nouvelles expériences, poursuivies jusqu'à la fin de l'été, ont été pleinement confirmatives des premières. Je me bornerai à citer deux séries de celles qui ont été faites sur un même sujet avec la charge de 3 kilogrammes soutenus pendant deux minutes :

N° 1 : Deux termes seulement de comparaison :

1°	Raccourcissement	— 40°..	Échauffement	moyen	0°,0972
2°	—	+ 20°..	—	—	0°,2388

N° 2 : Trois termes de comparaison :

1°	Raccourcissement	— 40°..	Échauffement	moyen	0°,1000
2°	—	— 10°..	—	—	0°,1700
3°	—	+ 20°..	—	—	0°,2914

c. *Expériences confirmatives sur les muscles isolés de la grenouille.* — On peut aussi, en se servant des organes isolés de la grenouille, mettre en évidence l'influence du degré de raccourcissement du muscle, contracté pour soutenir un poids, sur l'échauffement indicateur de la proportion d'énergie consacrée à la création de la force élastique qui fait équilibre au poids. Il est facile de constater que la tétanisation de ces organes les échauffe d'autant plus que cette tétanisation les raccourcit davantage, le poids soutenu restant toujours le même. Le fait a été signalé dans toutes les expériences antérieures des physiologistes, quoiqu'ils

n'aient pas su le rattacher expressément à sa véritable cause. Je citerai particulièrement les premières en date, celles de Meyerstein et Thiry (1). Ils ont parfaitement vu que, si, par variation de l'intensité de l'excitation ou par suite de fatigue, un muscle tétanisé soutient un même poids à des hauteurs différentes, l'échauffement musculaire se montre sensiblement proportionnel à la hauteur de soutien du poids — je dis, moi, *au degré de raccourcissement du muscle*. Je pourrais citer nombre d'autres expériences que j'ai le droit d'interpréter de la même manière, entre autres les expériences XXX et XXXI du mémoire de Heidenhain (2). Celui-ci a constaté également que le soutien d'une même charge à des hauteurs différentes, par un muscle tétanisé, engendre plus de chaleur quand le soulèvement déterminé par la contraction est plus considérable. Mais, quoique évidemment son attention ait été éveillée sur ce point, Heidenhain ne distingue pas davantage l'effet produit par la contraction, c'est-à-dire le soulèvement de la charge, du degré même de la contraction ou du raccourcissement musculaire (3). Or il importe beaucoup de faire cette distinction.

Il ne faudrait pas croire, en effet, que *la hauteur de*

(1) *Henle und Pfeufer's Zeitschrift*, XX, 43.

(2) *Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. — Ein Beitrag zur des Theorie der Muskelkräfte.* Leipzig, 1864.

(3) Voici textuellement la conclusion de Heidenhain : « die « Wärmeentwicklung beim Tetanus viel schneller sinkt, als die « Hubhöhen, wenn die Erregbarkeit allmählicht abnimmt » (Page 130).

soulèvement de la charge et le *degré de raccourcissement du muscle* pussent être pris pour termes équivalents. On ne saurait établir de confusion entre ces termes sans s'exposer à commettre de graves erreurs, comme cela va être démontré.

Distinction entre la hauteur de soutien ou de soulèvement de la charge et le degré de raccourcissement du muscle. — En effet la *hauteur de soulèvement* de la charge est une valeur et le *degré de raccourcissement* du muscle en est une autre.

La *hauteur de soulèvement* est la quantité *absolue* dont le muscle se raccourcit. Le degré de raccourcissement de l'organe est le *rapport* de cette quantité absolue à la longueur normale du muscle à l'état de repos. Donc, tout ce qui modifiera cette longueur normale ou naturelle changera la valeur dudit rapport, quand même le premier terme de celui-ci, c'est-à-dire la hauteur de soulèvement ou de soutien, ne changerait pas.

Or la charge peut, dans certaines conditions, modifier considérablement la longueur naturelle du muscle; il importe de se renseigner exactement sur cette influence.

De l'allongement que la charge fait éprouver au muscle (*isolé*) *pendant l'état de repos. Influence que cet allongement exerce, sur le degré de raccourcissement et sur la dépense corrélative d'énergie, quand le muscle entre en contraction statique.* — J'ai déjà eu l'occasion de faire voir que la *longueur naturelle* du muscle, à

l'état de repos, ne trouve sa détermination vraie que dans les organes ayant conservé leurs insertions sur les leviers osseux. L'allongement des faisceaux musculaires est alors étroitement limité par l'étendue des déplacements permis à ces leviers osseux. Il ne peut aller au delà. Voilà bien la condition de la *longueur naturelle* du muscle à l'état de repos. Ainsi le muscle biceps possède cette longueur naturelle de l'état de repos, c'est-à-dire son plus grand allongement *physiologique*, quand l'avant-bras est complètement étendu. Aucune charge, quelle qu'elle soit, ne pourra lui donner un plus grand allongement.

Mais si le muscle est séparé de son insertion osseuse mobile, si la charge est supportée directement par l'extrémité rendue libre, alors l'allongement sous l'influence de la charge, n'étant plus limité par un obstacle mécanique, obéit librement aux lois d'Ed. Weber. Cet allongement peut donc s'exagérer considérablement, plus ou moins suivant la valeur de la charge et le degré de fatigue des faisceaux charnus.

Il en résulte nécessairement de profondes modifications dans le raccourcissement musculaire provoqué par les excitations. Le raccourcissement étant, en effet, un phénomène essentiellement relatif, peut porter sur le quart, le tiers, la moitié, etc., de la longueur du muscle. Par exemple un muscle ayant, au repos, sous la traction d'une légère charge, une longueur de 9 centimètres se raccourcira de $\frac{1}{3}$ s'il perd 3 centimètres en se contractant. Supposons maintenant que, la charge étant majo-

rée, le muscle prenne, à l'état de repos, la longueur de 12 centimètres. Que si alors il perd encore 3 centimètres en se contractant, le raccourcissement deviendra moindre que dans le premier cas : au lieu de $\frac{1}{3}$ il sera seulement de $\frac{1}{4}$ de la longueur du muscle.

Voilà donc deux soulèvements égaux, ayant porté la charge à la même hauteur au-dessus de son point de départ, c'est-à-dire à 3 centimètres, et qui pourtant n'ont pas raccourci le muscle de la même quantité. Dans un cas, le raccourcissement a été de $\frac{1}{3}$, dans l'autre, de $\frac{1}{4}$. On voit bien, par cet exemple, qu'il est important de distinguer le raccourcissement musculaire, que détermine une contraction, de la hauteur à laquelle celle-ci élève et soutient une charge.

L'importance de cette distinction est surtout considérable, quand il s'agit d'apprécier l'énergie mise en mouvement par le soulèvement ou le soutien des charges, puisque, à charge égale, cette énergie est fonction du degré de raccourcissement musculaire. Les influences qui modifient la longueur du muscle, au repos, peuvent donc modifier aussi considérablement la quantité d'énergie que celui-ci met en mouvement, quand il se raccourcit pour soulever et soutenir une charge.

De là un échauffement toujours moindre, à soulèvement égal des charges, avec les muscles soumis à un allongement extra-physiologique.

Des effets thermiques résultant de la mise en jeu de l'extensibilité des muscles soumis à une traction qui en augmente la longueur normale. — Mais il est encore une autre cause qui concourt très puissamment à diminuer l'échauffement dû à la contraction, dans le cas d'allongement extra-physiologique des muscles. Je veux parler des conditions toutes particulières dans lesquelles l'allongement produit par la mise en jeu de l'extensibilité des muscles, place ces organes au point de vue des propriétés thermiques. En effet, on sait, depuis les expériences de B. Danilewski (1) et de M. Blix (2), que les muscles allongés par une traction s'échauffent, comme le ferait une lanière de caoutchouc. Si, au contraire, étant étendus, on les laisse revenir sur eux-mêmes, ils se refroidissent. Il se passe alors un phénomène précisément inverse à celui qui s'observe quand le muscle se rétracte ou s'allonge sous l'influence des alternatives de la contraction ou du relâchement physiologiques.

Or le muscle surallongé qui entre en contraction ne peut échapper à l'effet de la rétraction purement physique : il s'est allongé au delà de ses limites naturelles, donc il a perdu de la chaleur ; il reprend ses dimensions physiologiques, donc il absorbe de la chaleur, ce qui diminue plus ou moins, suivant les cas, l'échauffement de la rétraction active.

On voit d'après cela, combien il importe, quand il s'agit d'apprécier les phénomènes thermiques de la

(1) *Pfluger's Archiv.* Bd. 21, 1880.
(2) *Zeitschrift für Biologie.* Bd. 21, N. F. III.

contraction, de tenir compte des influences qui modifient la longueur normale des muscles.

Ces influences sont, comme on le sait, de deux sortes : 1° celles qui tiennent à l'état de fatigue des muscles; 2° celles qui dépendent de la charge.

Modifications imprimées par la fatigue au raccourcissement et à l'échauffement musculaires, dans les organes isolés. — Lorsqu'un muscle est fatigué, son extensibilité s'accroît, en sorte que la même charge, qui l'allongeait faiblement au début d'une expérience, l'allonge beaucoup plus vers la fin de l'expérience. Supposons que, dans les deux cas, par des excitations convenablement adaptées, on obtienne un soulèvement absolu de *même valeur*; l'échauffement déterminé par la contraction sera cependant beaucoup moindre dans le deuxième cas que dans le premier, parce que le raccourcissement relatif du muscle sera moindre et que, de plus, le muscle, entraîné par l'effet de la fatigue au delà de ses limites naturelles, absorbe de l'énergie pour la reconstitution de sa longueur normale.

A plus forte raison, observera-t-on cette différence d'échauffement, si c'est la *même* excitation qui provoque la contraction dans les deux cas. Le muscle en état de fatigue soulèvera la charge moins haut qu'avant d'être en cet état. Alors le raccourcissement relatif de ce muscle étant encore moins prononcé. la différence d'échauffement se prononcera bien davantage. Elle arrivera ainsi à paraître même exorbitante. C'est le cas des deux expériences citées de Heidenhain, de l'une d'elles surtout,

où le soulèvement de la charge, à la fin, s'abaisse à $\frac{1}{15}$ de ce qu'il était au début, tandis que l'échauffement du muscle descend jusqu'à $\frac{1}{57}$.

Modifications imprimées par la grandeur de la charge au raccourcissement et à l'échauffement musculaires, dans les organes isolés. — Quelques mots maintenant sur l'allongement dépendant de la grandeur de la charge. Les choses se passent, au fond, exactement comme dans le cas précédent. Quand un poids est attaché à l'extrémité libre d'un muscle au repos, la traction exercée sur le muscle l'allonge beaucoup plus si le poids est fort que s'il est faible. Il en résulte, pour le raccourcissement relatif du muscle mis en contraction, les mêmes modifications que quand l'allongement survient sous l'influence de la fatigue. On devine très bien, sans que j'aie besoin d'insister, les grandes perturbations que cet effet de la charge est capable d'apporter aux manifestations régulières de l'échauffement causé par la tétanisation d'un muscle qui est isolé du corps. Pour que les différents échauffements, sous l'influence de charges variées, fussent comparables, il faudrait que la longueur du muscle au repos ne fût pas modifiée par la charge. Comme cela ne peut pas être, les charges fortes, à soulèvement égal, ne provoquent point un échauffement proportionnel à celui des charges faibles.

On comprend maintenant le motif qui nous a fait ajourner jusqu'au moment actuel l'examen des résultats obtenus dans les expériences sur les muscles isolés de

la grenouille, relativement à l'influence de la charge sur la production de chaleur déterminée par le travail statique.

Il fallait expliquer à l'avance pourquoi ces résultats *peuvent* n'être point conformes à la théorie et indiquer les bases de la marche à suivre pour les rectifier. Ainsi, dans l'une des expériences de Heidenhain (*Versuch* XXXII, p. 131) une valeur à peu près identique du soulèvement de la charge a été obtenue dans les nos 5, 6, 7, 8 répondant aux charges 400, 200, 120, 60 grammes. Or les échauffements correspondants ont eu comme valeur proportionnelle les chiffres 55, 39, 28, 25, c'est-à-dire qu'ils ont décru moins vite que les charges soutenues. Mais il est clair que la charge 400 a exercé un allongement beaucoup plus considérable que la charge 60, et que le raccourcissement relatif du muscle a été moindre avec la première.

En résumé, pour donner leur vraie signification aux intéressantes expériences que je viens de rappeler, il faut tenir compte des influences qui modifient la *longueur naturelle* du muscle. Et alors, on voit que ces expériences se prononcent dans le même sens que les miennes : la grandeur de la charge et le degré du raccourcissement musculaire y influencent de la même manière l'échauffement, indice de l'énergie mise en œuvre par la contraction statique.

§ 4. — Conclusions sur les lois de l'échauffement et du mouvement énergétique dans le muscle en contraction statique. — Symétrie parfaite des variations de la force élastique du muscle et de celles de l'échauffement indice du travail chimique d'où procède celle-ci.

Répétons-le, toutes les expériences entreprises, pour mesurer *relativement* la chaleur engendrée pendant *la contraction statique* du muscle, concordent dans leurs résultats, en sorte que la loi générale de l'échauffement du muscle, en contraction permanente pour le soutien d'un poids, peut être ainsi complétée dans sa formule :

A égalité de raccourcissement musculaire, l'échauffement croît comme la charge.

A égalité de charge, l'échauffement croît comme le raccourcissement musculaire.

Donc l'échauffement, qui, dans la contraction statique, donne la mesure proportionnelle de l'énergie créatrice de l'élasticité, est, comme cette dernière, fonction de la charge multipliée par le raccourcissement.

Voilà les faits. Ils montrent la parfaite symétrie des variations de la force élastique du muscle avec celles du travail chimique d'où procède celle-ci. On en induit la parfaite équivalence de ces formes de l'énergie. *L'élasticité créée par la contraction statique, pour le soutien d'un poids, contient toute l'énergie que cette contraction met en jeu. Cette énergie, d'abord absorbée par le travail intérieur que constitue la création de l'élasticité, est restituée immédiatement, dans son intégralité, sous forme*

de chaleur sensible, quelles que soient les conditions et la valeur du travail statique accompli par le muscle.

Le rapport de ce travail statique à l'énergie qui l'engendre est exactement celui qui unit l'élasticité effective à l'élasticité totale. Il suit donc une progression inverse à celle du raccourcissement musculaire. D'où il résulte que la dépense d'énergie, pour le même travail statique exécuté, est beaucoup plus grande quand le muscle qui soutient la charge est très raccourci que quand il l'est fort peu.

Mais cette dernière proposition mérite d'être examinée d'une manière particulière.

§ 5. — Suite de la comparaison des lois de la création de l'élasticité musculaire avec celles de l'échauffement qui en résulte. — Rapport du travail extérieur (statique) a l'énergie dépensée dans les différentes conditions de la contraction statique.

Les caractères de l'échauffement éprouvé par le muscle en contraction statique, pour le soutien d'une charge, ont démontré péremptoirement l'exactitude du rapport qui vient d'être indiqué ci-dessus. Se reproduiraient-ils dans toutes les conditions de la contraction statique? La théorie répond par l'affirmative.

Il suffit, pour se convaincre qu'il n'en peut être autrement, de comparer les schémas nos 6, 7 et 8, montrant l'influence respective du raccourcissement musculaire, qui crée l'élasticité, et de la charge soutenue, qui en détermine le coefficient, dans les diverses conditions où

cette influence respective peut être envisagée. Partout, en effet, l'énergie peut être substituée à l'élasticité totale et le travail statique à l'élasticité effective. Appliqués à l'expression des variations de l'énergie, en fonction des variations de la charge soutenue et du raccourcissement musculaire, ces schémas sont tout aussi fidèlement démonstratifs que quand on y cherche la représentation des variations correspondantes de la force élastique du muscle. On y voit avec une parfaite netteté les différences d'énergie que le même travail statique exige pour son exécution, suivant que le muscle est plus ou moins raccourci, et l'on y prend la mesure de l'importance que ce fait capital présente au point de vue des applications.

Mais les indications théoriques contenues dans ces schémas sont-elles confirmées par l'expérience? Voilà ce qu'il faut examiner.

1° *Cas du schéma n°* 6. — C'est pour mémoire et pour ordre que je reviens sur ce cas : il n'appelle pas de nouvelles expériences ; celles qui le concernent ont été faites et racontées dans l'avant-dernier paragraphe (p. 104) ; ce sont les expériences qui ont démontré qu'à charge égale, le raccourcissement du muscle, dans la contraction de soutien, entraîne un échauffement d'autant plus considérable que ce raccourcissement est plus prononcé.

Ce cas (voir la figure page 43) est le plus simple des trois. Un seul des facteurs des variations de l'énergie, le raccourcissement du muscle, y change de valeur.

Lorsque cette valeur est presque nulle, l'énergie qu'exige la création de l'*élasticité effective* ou le *travail statique* — ce qui est tout un — est purement et simplement égale à celui-ci. Puis on voit s'accroître graduellement la quantité d'énergie nécessaire pour le travail — quoiqu'il reste le même — à mesure que le raccourcissement musculaire prend plus de valeur. Cette quantité d'énergie devient double, triple... décuple, sans aucun profit pour la besogne accomplie! Impossible de constater dans de meilleures conditions que *le rapport du travail statique à l'énergie qu'il met en œuvre diminue, en progression arithmétique régulière, quand le raccourcissement musculaire augmente de même, ou augmente lorsque le raccourcissement diminue.*

2° *Cas du schéma n° 7.* — Ici la charge croît en même temps que le raccourcissement. Naturellement l'énergie totale mise en œuvre, révélée par l'échauffement musculaire, doit croître en progression géométrique, et non plus seulement en progression arithmétique; ce qui ne change rien à la valeur du rapport du travail statique à l'énergie totale, ce rapport étant toujours réglé par le degré du raccourcissement musculaire (page 44).

La progression géométrique de l'échauffement, indiquée par la théorie, est confirmée par l'expérience, autant qu'on peut l'attendre de celle-ci dans les conditions imparfaites que présente la comparaison de l'échauffement sur le biceps de l'homme.

Comme les comparaisons à entreprendre exigent qu'on fasse varier deux conditions au lieu d'une, les expé-

riences sont un peu plus compliquées que dans le cas du schéma n° 6. Il serait donc difficile que les causes de perturbation, permanentes ou accidentelles, ne se traduisissent pas d'une manière plus marquée dans les résultats.

Mes expériences sont, du reste, peu nombreuses. Je n'en ai recueilli que trois, dont une un peu irrégulière, toutes exécutées d'après le deuxième procédé.

Expériences sur l'échauffement produit dans le biceps quand on fait varier dans le même sens et régulièrement la charge soutenue par le muscle et le raccourcissement de ce dernier.

Durée du soutien des poids : 1 minute.

Poids soutenus :

2 kilog.	avec la flexion	de l'avant-bras	répondant	à l'angle	— 40°
4	—	—	—	—	— 16°
6	—	—	—	—	+ 5°

Les sinus de ces angles sont entre eux à peu près comme les nombres 1, 2. 3. Par conséquent le raccourcissement musculaire croît régulièrement comme les charges. L'élasticité créée est donc, dans les trois cas, proportionnelle aux chiffres 1, 4, 9, et l'échauffement devrait croître comme ces nombres.

Voici, en réalité, ce qu'on a obtenu avec trois épreuves dans chaque série d'expériences (il y a eu quatre, mais la première a été systématiquement éliminée) :

Conditions	Raccourcissement...	1 (—40°)	2 (—16°)	3 (+5°)
	Charge............	2 kilog.	4 kilog.	6 kilog.
Résultats :				
N° 1 (22 juil.)	Échauffements cumulés.	0°,07	0°,14	0°,36
N° 2 (23 juil.)	— —	0°,08	0°,28	0°,76
Total des échauff. des deux exp...		0°,15	0°,42	1°,13
Moyenne pour chaque épreuve...		0°,025	0°,070	0°,188

Ces échauffements moyens sont entre eux comme les nombres 10, 28, 75, au lieu des nombres 10, 40, 90, ou 1, 4, 9, indiqués par le calcul. Je reconnais que la progression constatée expéri-

mentalement n'est pas identique à la progression théorique. Mais la première tend vers la seconde beaucoup plus que vers la simple progression arithmétique. On a tout lieu de supposer que l'écart existant entre les résultats de l'expérience et ceux qu'indique la théorie tient exclusivement à ce que le biceps travaille moins quand l'avant-bras est plus fléchi, en raison de l'assistance plus grande que le muscle reçoit alors de ses auxiliaires.

Cette conclusion est renforcée, du reste, par la troisième expérience, faite dans des conditions un peu défectueuses, en ce sens que la croissance du raccourcissement n'a pas été tout à fait régulière.

N° 3 (10 juillet).

Conditions	Degré de flexion de l'avant bras	— 40°	— 10°	+ 20°
	Charge soutenue pendant 2 minutes	1 kilog.	2 kilog.	3 kilog.
Résultats	Total des échauffements.	0°,10	0°,44	0°,72
	Moyenne pour chaque épreuve	0°,033	0°,148	0°.240

En résumé, les résultats de ces trois expériences tendent d'une manière très nette vers la démonstration cherchée. D'après ces résultats, je crois qu'on peut accepter comme exacte la représentation graphique des rapports de l'*élasticité effective*, c'est-à-dire du *travail statique*, avec l'*élasticité totale* ou l'*énergie* correspondante, dans le cas figuré par le schéma n° 7 (poids soutenu et raccourcissement musculaire en croissance simultanée). *Ce rapport du travail à l'énergie, comme dans le cas de charge constante, est sous la dépendance exclusive du raccourcissement et lui est inversement proportionnel.*

3° *Cas du schéma n°* 8. — Il s'agit du schéma qui représente l'effet exercé sur l'élasticité de contraction, quand la charge et le raccourcissement varient en sens

inverse. Naturellement, d'après tout ce qui vient d'être dit, c'est aussi la représentation graphique de l'effet exercé sur la production de l'énergie (page 46). Est-il possible de trouver dans l'expérience la confirmation des caractères, étranges à première vue, que la marche des variations de l'élasticité — c'est-à-dire de l'énergie — présente dans cette figure ? Elle indique que l'énergie dépensée est au maximum, dans le cas de charge et de raccourcissement *moyens* : au minimum et en égalité, dans les raccourcissements extrêmes avec charge minima ou de charge maxima avec raccourcissement presque nul. La mesure de l'échauffement musculaire pouvait certainement nous renseigner sur l'exactitude de cette indication.

Malheureusement les conditions dans lesquelles mes expériences régulières ont été instituées ne permettaient pas la manifestation d'une différence assez grande entre les échauffements des positions extrêmes et celui de la position moyenne. J'ai tenu, en effet, à faire ces expériences comme celles qui sont relatives à la vérification des indications du schéma n° 7, c'est-à-dire avec les flexions — 40°, — 16°, + 5° de l'avant-bras, répondant aux raccourcissements 1, 2, 3 du biceps, et avec les charges décroissantes 6 kil., 4 kil., 2 kil. La force élastique (*ch* × *rac*) créée dans les trois cas était donc proportionnelle aux nombres 3, 4, 3. C'est une faible différence, et celle des échauffements corrélatifs risque d'échapper, quand elle doit être mise en lumière par des expériences exposées, comme c'est le cas présentement, à de fréquentes perturbations.

Expériences sur l'échauffement produit dans le biceps quand on fait varier régulièrement, en sens inverse, la charge soutenue par le muscle et le raccourcissement de ce dernier.

Cinq expériences ont été exécutées, d'après le premier procédé et en réalisant les conditions suivantes :

1° *Durée du soutien :* 1 minute.

2° *Poids soutenus : a*) 6 kilog. avec raccourcissement 1 (flexion — 40°
b) 4 kilog. — 2 (— — 16°
c) 2 kilog. — 3 (— + 5°

Résultats : Échauffement moyen ; *a* 0°,111
— — *b* 0°,108
— — *c* 0°,080

Ce ne sont pas là précisément les résultats cherchés. L'échauffement est proportionnel, à peu près, aux chiffres 4, 4, 3, quand il devrait l'être aux nombres 3, 4, 3. Il y a tout lieu de croire que, dans la série *a*, l'échauffement moyen 0°,111, est majoré par le mécanisme déjà indiqué : le biceps reçoit moins d'aide de ses auxiliaires dans les positions peu fléchies ; par conséquent il travaille et s'échauffe proportionnellement davantage. Je reconnais, du reste, que mes expériences ne sont ni assez nombreuses, ni même assez variées (elles ont toutes été faites à la même époque, du 12 au 21 juillet, et sur le même sujet). En tout cas, l'anomalie qui s'y révèle n'est que partielle et les résultats sont dans une large mesure en accord avec les indications du schéma. Nous pouvons donc accepter ces indications au moins provisoirement. Or, parmi celles qui nous intéressent tout particulièrement, se trouve le rapport de l'*élasticité effective*, ou du *travail statique*, à l'*énergie totale* dépensée. Comme dans tous les autres cas, *ce rapport*

est uniquement réglé par la valeur du raccourcissement, auquel il est inversement proportionnel.

L'influence considérable exercée par le degré de raccourcissement du muscle qui soutient une charge, sur le rapport du travail à l'énergie dépensée, se manifeste donc dans tous les cas avec une évidente clarté.

Le dernier cas, celui du schéma n° 8, se montre intéressant encore à un autre point de vue, que nous allons étudier d'une manière toute spéciale.

§ 6. — Deuxième suite a la comparaison des lois de la création de l'élasticité musculaire avec celles de l'échauffement qui en résulte. — Examen particulier des phénomènes thermiques qui se passent dans les muscles tétanisés soumis a l'allongement sous la traction de surcharges (1).

Pour qu'une théorie soit juste, il faut qu'elle s'adapte à tous les cas sans exception. En voici un qui se présente sous un aspect particulier, au point de vue de l'étude du parallélisme des lois de la création de l'élasticité et de celles du mouvement énergétique accompagnant cette création.

D'après les lois de l'extensibilité du muscle physiologique en contraction statique, il s'allonge par progression régulière, sous l'influence de charges croissant

(1) Ce paragraphe faisait partie de mon cadre; je l'y conserve à sa place. Mais il pourrait être supprimé ; je n'ai pu traiter le sujet comme je l'aurais voulu.

régulièrement. Nous retrouvons ainsi exactement dans ce cas, comme nous l'avons déjà dit, celui du muscle qui soutient des charges croissantes avec une contraction décroissante.

Donc les variations énergétiques déterminées par la mise en jeu de l'extensibilité peuvent très bien être étudiées sur le 8e schéma (page 46). Ce schéma s'applique exactement aux variations qui surviennent dans la dépense d'énergie quand un muscle, raccourci comme 10 et supportant un poids comme 1, arrive graduellement au raccourcissement 1, sous l'action d'un accroissement graduel de la charge jusqu'à la valeur 10. L'effet produit sur l'élasticité musculaire, c'est, d'une part, de faire croître régulièrement la valeur absolue de l'*élasticité effective*, d'autre part, d'augmenter non moins régulièrement la valeur du rapport de cette *élasticité effective* (*travail statique*) à l'*élasticité totale* (*énergie* dépensée pour la création de cette élasticité totale).

Un fait remarquable se dégage de l'examen du schéma qui enregistre ces caractères. Les colonnes indicatrices de la valeur de l'élasticité totale ou de l'énergie consacrée à la création de celle-ci peuvent être réunies par paires, où chaque individualité a la même valeur. Ainsi :

La colonne du groupe	1	s'appareille avec celle du groupe	10
—	2	—	9
—	3	—	8
—	4	—	7
—	5	—	6

Dans les deux groupes qui constituent chaque paire, les colonnes de l'*élasticité totale* présentent une valeur

égale. Donc l'énergie qui crée cette élasticité et qui est consacrée au soutien de la charge est aussi de même valeur. Mais cette énergie égale ne fait pas un travail extérieur égal, parce que l'*élasticité effective*, source et équivalent du *travail statique*, affecte un rapport bien différent avec l'*élasticité totale*, ou l'*énergie correspondante*, suivant l'état de raccourcissement du muscle. En 1, l'énergie est consacrée, pour 9 parties sur 10, à faire de l'*élasticité virtuelle* (qu'on me permette, pour un instant, de faire renaître cette fiction). En 10, elle est consacrée tout entière à faire de l'*élasticité effective*, c'est-à-dire du *travail statique*. Tout ce qui était élasticité virtuelle, en 1, est en effet devenu, en 10, de l'élasticité effective, sous l'influence d'une charge supplémentaire, 9, qui a fait disparaître un raccourcissement équivalent, 9, c'est-à-dire la totalité du facteur de l'élasticité virtuelle.

Dans les autres paires de groupes, on peut remarquer exactement les mêmes substitutions. Le groupe de gauche perd, avec une partie du raccourcissement musculaire, une partie équivalente d'*élasticité virtuelle*, qui, dans le groupe de droite, se transforme en *élasticité effective*, sous l'influence d'une augmentation proportionnelle de la charge. Ainsi, dans la paire 5 — 6, le raccourcissement passe de la valeur 5 à la valeur 6, pendant que 1 partie d'élasticité virtuelle se transforme en élasticité effective. C'est ainsi que le même mode de substitution, dans le groupe 3, fait perdre 5 unités au raccourcissement et à l'élasticité virtuelle, lesquelles se retrouvent dans le groupe correspondant, 8, sous forme

d'*élasticité effective*, et de supplément de charge; etc.

Nous sommes revenus sur ce point parce qu'il était important de montrer comment *la même* somme d'énergie créant *la même* somme d'élasticité peut apparaître sous forme d'élasticité effective ou de travail statique, ou se cacher plus ou moins sous forme d'élasticité virtuelle; il était bon de faire voir aussi comment celle-ci se transforme en élasticité effective ou en travail statique, quand le raccourcissement musculaire, qui est la source de cette élasticité virtuelle, disparaît sous la traction de charges supplémentaires.

Mais pour que toutes ces démonstrations soient exactes, il faut que le schéma n° 8 représente bien réellement les variations du mouvement énergétique, quand le raccourcissement, tout créé dans un muscle contracté, diminue de plus en plus par l'effet de l'addition de charges croissantes. On ne saurait imaginer qu'il en fut *autrement*. Mais il ne serait pas superflu de le démontrer expérimentalement.

Je ne suis malheureusement pas en mesure de fournir cette démonstration. Les expériences ne sont guère possibles sur l'homme. J'en ai fait un certain nombre il y a quelques années, sur le muscle isolé de grenouille. Mais je n'ai pas retrouvé ces anciens documents au moment opportun pour leur donner place ici. Comme il ne m'est permis de parler que de souvenir, je me bornerai à signaler l'impression générale restée dans ma mémoire.

J'ai pu observer plusieurs fois dans le gastro-cnémien de la grenouille, préparé *ad hoc*, les effets calorifiques

déterminés par l'allongement que des charges plus ou moins fortes font éprouver à l'organe tétanisé. Or, ces effets sont exactement ceux qui se manifestent quand une traction allonge le muscle au repos : l'organe s'échauffe davantage. Mais, à ma grande surprise, il m'a paru que les caractères de cet échauffement reproduisent ceux que la théorie permet de concevoir pour l'échauffement du biceps soutenant des charges croissantes pendant un raccourcissement de moins en moins prononcé. Ainsi, c'est, semble-t-il, quand le muscle tétanisé est ramené, par une charge moyenne, à une longueur également moyenne que l'appareil indicateur décèle le plus fort échauffement. L'allongement du muscle isolé de grenouille, sous l'action de surcharges, ne suit pourtant pas exactement la loi de l'allongement du biceps. Mais je ne veux pas m'appesantir sur ce sujet délicat, qui reste tout entier à l'étude.

En somme, et pour conclure sur cette question, le mécanisme des changements qui surviennent dans la force élastique du muscle en contraction statique, sous l'influence des surcharges qui allongent l'organe, a grandes chances de trouver sa confirmation dans l'étude de l'échauffement qui traduit l'énergie mise en œuvre pour la création de l'élasticité. Dans les cas symétriques où la quantité d'énergie qui entre en jeu est identique, l'élasticité qui en résulte prend, à la volonté de l'expérimentateur, la propriété de faire du *travail de soutien* réel ou du *travail* purement *intérieur*, par une simple inversion dans la valeur respective de la charge soutenue et du raccourcissement musculaire qui opère le soutien.

§ 7. — De l'échauffement témoin du mouvement énergétique dans le muscle se contractant a vide.

Telle qu'elle vient d'être présentée, l'étude de l'énergie mise en œuvre par le travail statique a l'air de laisser en dehors le cas du muscle se contractant à vide. Pourtant il n'en est rien. En effet, si l'on veut bien se reporter aux développements que nous avons donnés ci-devant (chap. Ier, § 2), à la question de l'élasticité musculaire, considérée en elle-même, on y verra que le muscle se contractant à vide se trouve dans le même cas que le muscle contracté pour le soutien d'une charge. La seule différence entre les deux cas, c'est que la résistance opposée par le muscle à l'effort qui le raccourcit s'accroît avec la charge quand celle-ci existe. Donc le muscle qui se contracte à vide crée de l'*élasticité* avec une quantité corrélative de force vive chimique : toutes deux proportionnelles au raccourcissement. Il en résulte que le muscle tétanisé s'échauffe, quoiqu'il ne soutienne aucune charge, et il s'échauffe d'autant plus que la tétanisation, plus énergique, raccourcit le muscle davantage.

Le fait est bien connu. J'ai cru, pour simplifier, devoir mettre ce cas de côté, pour m'attacher exclusivement aux cas usuels, ceux dans lesquels l'action physiologique du muscle s'exerce sur une résistance extérieure.

§ 8. — Résumé de l'étude expérimentale de l'échauffement qui traduit la dépense d'énergie consacrée a la création de l'élasticité musculaire, dans le cas de contraction statique (soutien fixe d'une charge; — travail statique).

I. — A l'*état statique*, l'*élasticité de contraction* exige, pour sa création, la dépense d'une quantité déterminée d'énergie, qui est d'abord absorbée par le travail intérieur d'où résulte la création de l'élasticité et restituée immédiatement sous forme de chaleur sensible.

La valeur proportionnelle du mouvement énergétique ou de la dépense d'énergie qu'entraîne la création de l'élasticité musculaire, dans le cas de contraction statique, peut donc être demandée à la mesure de l'échauffement du biceps, quand les expériences sont faites sur l'homme.

II. — L'échauffement résulte non seulement de la suractivité des combustions, mais encore et surtout de la suractivité corrélative de la circulation locale. Au moment où le muscle se contracte, il se produit plus de chaleur sur place et le sang afférent, généralement un peu plus chaud, dans les membres, que les tissus qu'il irrigue, en apporte davantage. Les deux causes agissent exactement dans le même sens, étant rigoureusement subordonnées l'une à l'autre. C'est, en effet, la suractivité des combustions intramusculaires qui pro-

voque la suractivité de la circulation, parce que celle-ci alimente celles-là.

Toutefois, l'intervention de cette dernière cause expose à des irrégularités, la circulation locale pouvant être modifiée par des influences intercurrentes étrangères aux conditions propres des expériences. Mais ces irrégularités n'altèrent pas sensiblement les moyennes des résultats fournis par les expériences, si celles-ci ont été très multipliées, de manière à donner aux moyennes la plus large base possible.

Le mécanisme de l'échauffement fait que l'hyperthermie est fort souvent précédée d'un très léger refroidissement, tenant à l'expulsion du sang des vaisseaux au moment où le muscle entre en contraction. En vertu de ce même mécanisme, l'hyperthermie n'arrive à son maximum que plusieurs minutes après la cessation de la cause qui l'a déterminée, l'afflux sanguin étant surtout prononcé au moment du relâchement musculaire.

Un thermomètre très sensible, appliqué sur la peau, avec un bandage ouaté, en avant de la partie moyenne du biceps, suffit parfaitement à faire apprécier les modifications introduites par la contraction dans la température du muscle.

Deux procédés peuvent être mis en usage dans les expériences comparatives qu'exige le sujet :

1° On espace les expériences et on se donne ainsi le temps de les reproduire toujours dans les mêmes conditions de température initiale de l'état de repos.

2° On accumule, au contraire, les unes sur les autres ces expériences comparatives, sans attendre après cha-

cune d'elles que la température étalon revienne à son point de départ.

Le premier procédé est très lent. Le second, moins exact peut-être, est très expéditif et, chose précieuse en pareil cas, permet de répéter très fréquemment les diverses épreuves.

III. — Le but assigné à de telles expériences, c'est de chercher s'il existe un parallélisme exact entre les variations de la force élastique et les variations de l'échauffement, indice de l'énergie consacrée à la création de cette force élastique. Il faut donc étudier successivement l'influence des variations de la charge, avec même raccourcissement musculaire et l'influence des variations du raccourcissement du muscle, avec même charge soutenue.

IV. — A raccourcissement égal du muscle, l'échauffement, mesure proportionnelle de l'énergie dépensée pour le soutien d'une charge, croît et décroît avec et comme cette charge, c'est-à-dire proportionnellement à l'élasticité créée pour lui faire équilibre. Autrement dit, l'élasticité musculaire et l'énergie qui en est la source, exactement équivalentes, croissent et décroissent ensemble, en même temps que les charges, quand le le raccourcissement musculaire ne varie pas.

V. — Quoique le raccourcissement plus ou moins prononcé du biceps ne fasse pas varier son élasticité effective, ou le travail statique corrélatif, l'échauffe-

ment, indice de l'énergie dépensée pour le soutien d'une même charge, augmente ou diminue avec et comme le raccourcissement de la contraction ; cet échauffement est donc proportionnel à la force élastique totale équilibrant la résistance qu'opposent les molécules du tissu musculaire aux déplacements que leur imprime le raccourcissement de l'organe.

VI. — Les résultats des expériences antérieures sur les muscles isolés de la grenouille semble s'éloigner sensiblement des faits qui se sont manifestés dans les miennes.

Mais il n'y a là qu'une apparence, tenant à une confusion faite entre la hauteur de soutien des charges et le degré de raccourcissement musculaire. Or la hauteur de soutien des charges est une valeur et le degré de raccourcissement des muscles en est une autre. La hauteur de soutien, c'est la quantité absolue dont le muscle se raccourcit pour élever les poids à soutenir. Le degré de raccourcissement du muscle, c'est le rapport de cette longueur perdue par l'organe, au moment de sa contraction, à la longueur normale du muscle pris à l'état de repos.

D'un autre côté, l'allongement plus ou moins considérable que le muscle isolé subit, sous la traction de charges plus ou moins fortes et sous l'influence d'une fatigue plus ou moins accentuée, modifie le degré de raccourcissement du muscle en changeant sa longueur naturelle de l'état de repos.

Enfin cet allongement étant la conséquence de la mise

en jeu de l'extensibilité passive du muscle, en détermine naturellement les effets thermiques, c'est-à-dire une perte de chaleur quand l'allongement s'effectue, un gain de chaleur quand il disparaît. Dans ce dernier cas, le refroidissement qui en résulte tend à neutraliser l'échauffement dû à la création de l'élasticité active.

Les chiffres qui ont été obtenus, pour cet échauffement, dans les expériences sur les muscles isolés de la grenouille, pourraient être rectifiés d'après ces données et se rapprocher alors par leur signification de ceux qu'on obtient en expérimentant sur le biceps de l'homme. En sorte que les lois de l'échauffement, basées sur ces derniers chiffres, sont, tant au point de vue de l'influence de la charge qu'au point de vue du degré de raccourcissement du muscle, tout aussi solidement établies par les anciennes expériences, celles de Heidenhain surtout, qui ont été tout particulièrement soignées.

VII. — En résumé, de l'ensemble des expériences auxquelles la présente étude a donné lieu, on peut tirer ce qui suit :

A égalité de raccourcissement musculaire, l'échauffement croît comme la charge.

A égalité de charge, l'échauffement croît comme le raccourcissement musculaire.

Donc l'échauffement, qui, dans la contraction statique, donne la mesure proportionnelle de l'énergie créatrice de la force élastique des muscles, est, comme cette dernière, fonction du raccourcissement musculaire multiplié par la charge soutenue.

VIII. — Ce parallélisme, entre les lois de la création de la force élastique du muscle en contraction statique et celles du mouvement énergétique qui accompagne cette création, se retrouve dans toutes les conditions expérimentales possibles :

1° Quand l'un seulement des facteurs — charge soutenue ou raccourcissement musculaire — de la valeur de la force élastique du muscle est en variation, comme dans le cas des expériences types citées jusqu'à présent.

2° Quand les deux facteurs varient en même temps et dans le même sens.

3° Quand ils varient simultanément mais en sens inverse.

Dans tous ces cas, le rapport du *travail statique*, accompli par le muscle, à l'*énergie* dépensée, pour l'accomplissement de ce travail, suit exactement la marche du rapport de l'élasticité effective à l'élasticité totale, c'est-à-dire que la valeur en est réglée par celle du raccourcissement musculaire, auquel elle est inversement proportionnel.

Il en résulte que, pour un même travail statique accompli, c'est-à-dire pour une même charge soutenue, l'énergie consommée peut affecter des différences considérables, suivant l'état de raccourcissement du muscle.

Si le raccourcissement est près de zéro, l'*élasticité inutilisée* et l'énergie qu'elle dépense sont à peu près nulles. Il n'intervient guère alors que l'énergie strictement nécessaire au soutien de la charge, c'est-à-dire correspondant à l'élasticité effective.

Si le raccourcissement est, au contraire, près de son maximum, à l'énergie directement utilisée par l'élasticité effective, il s'en ajoute une quantité beaucoup plus élevée réclamée par la création de la force élastique employée à équilibrer la résistance du tissu musculaire à son raccourcissement : élasticité en quelque sorte inutile, en ce sens que son intervention n'ajoute rien à la valeur du travail statique accompli.

IX. — L'énergie, source de l'élasticité de contraction, à l'état statique, étant incessamment créée et dispersée, c'est-à-dire transformée en calorique sensible, la durée de la contraction ou du soutien influe sur la quantité d'énergie ainsi transformée en chaleur. Cette quantité est nécessairement proportionnelle au temps, autrement dit à la durée de la contraction de soutien ou du travail statique (1).

(1) Cette proposition ne se rattache directement à aucune des expériences décrites précédemment. Il en est pourtant où l'influence de la durée du soutien des charges se manifeste très nettement. J'en aurais pu citer qui ont été faites dans le but spécial de constater cette influence. Du reste, on a déjà démontré (A. Fick, *loc. cit.*) que la durée de la tétanisation influe sur l'échauffement du muscle de grenouille. Mais dans aucune de ces expériences de tétanisation, pas plus que dans les miennes avec la contraction volontaire de l'homme, on n'a constaté de proportionnalité entre la durée du travail de soutien et l'échauffement musculaire. On ne saurait, du reste, obtenir cette proportionnalité, parce que la chaleur libre qui détermine l'échauffement ne peut pas s'accumuler. A peine née, elle se disperse par conduction et rayonnement. Voilà pourquoi je n'ai pas même tenté de donner à la proposition en question, déduite logiquement des propositions circonvoisines, l'appui de démonstrations expérimentales particulières.

Art. 2. — De l'énergie consacrée à la création de l'élasticité dans le muscle en contraction dynamique, c'est-à-dire le muscle qui se raccourcit pour soulever une charge (travail positif) ou qui s'allonge pour soutenir cette charge à la descente (travail négatif).

A mesure que nous avançons, l'intérêt augmente et nous voici arrivés à l'une des parties les plus importantes de notre sujet. Ce n'est pourtant pas la plus difficile, grâce aux documents que nous avons acquis en étudiant l'élasticité de contraction en elle-même, et à ceux qui nous ont été fournis par l'étude des rapports du travail statique avec l'énergie dépensée pour ce travail. Ces documents ont aplani la plupart des difficultés qui entravent l'abord des lois exactes des transformations de l'énergie consacrée à l'exécution du travail mécanique.

§ 1er. — Le mouvement énergétique, dans le cas de contraction dynamique, d'après les lois et principes exposés précédemment.

Nous savons, en effet, que l'élasticité de contraction employée à faire du travail mécanique obéit aux mêmes lois que l'élasticité de contraction employée à faire du travail statique. De plus, nous avons appris que les variations de cette dernière se répercutent exactement dans la production de l'énergie originelle qui est consacrée à la création de cette élasticité. Donc, dans le

cas de contraction dynamique, les variations de l'énergie originelle ou créatrice sont également symétriques à celles de la force élastique musculaire. Et ainsi, nous pourrions répéter presque, à propos de l'énergie chimique d'où procède l'élasticité dynamique du muscle, tout ce que nous avons dit dans l'article 1er du présent chapitre.

Il suffira de donner quelques indications générales.

La première, la plus importante, c'est que l'énergie qui engendre la force élastique du muscle étant consacrée tout entière à cette création, se retrouve intégralement dans le *travail physiologique intérieur* qu'elle constitue, aussi bien quand il y a contraction dynamique que quand il y a contraction statique. Supposons, en effet, que le *travail mécanique* de la contraction dynamique soit neutralisé par le procédé ci-devant indiqué : le *travail physiologique* restituera sous forme de chaleur sensible *toute* son énergie créatrice. L'échauffement du muscle représentera donc très exactement cette énergie.

Que les manifestations extérieures du travail du muscle — ascension ou descente de la charge — se produisent sans se neutraliser, et la quantité d'énergie mise en mouvement par la création de l'élasticité ne sera point changée ; elle restera toujours la même. Ce sera seulement la manifestation calorique du mouvement de l'énergie qui subira une modification, parce que le travail mécanique extérieur en retranche ou y ajoute quelque chose, suivant qu'il est positif ou négatif.

On voit donc que l'étude du mouvement d'énergie qui est excité par la création de l'élasticité dynamique

peut se faire sans qu'on ait à tenir compte du travail mécanique lui-même, constitué par le soulèvement ou l'abaissement des charges. Encore une fois, les choses se passent, du côté de l'énergie dépensée par la création de l'élasticité musculaire, comme s'il n'y avait ni travail positif, ni travail négatif. Dans les trois cas de travail extérieur, il est permis de ne voir que le *soutien* de la charge :

1° *Soutien fixe*, quand il y a travail statique ;

2° *Soutien à la montée*, quand il y a travail positif ;

3° *Soutien à la descente*, quand il y a travail négatif.

Il est également permis de considérer la dépense d'énergie, dans ces trois cas, exclusivement au point de vue de ses rapports avec la création de la force élastique nécessaire à l'accomplissement de ces trois sortes de travail extérieur.

L'étude du mouvement énergétique qu'entraîne la contraction dynamique se réduit donc à rechercher si, comme avec la contraction statique, la valeur proportionnelle de ce mouvement énergétique suit, dans ses variations, une marche parallèle à celle des variations de l'élasticité musculaire. La théorie indique qu'il n'en peut être autrement. Aussi peut-on *a priori* avancer les propositions suivantes, contenant les deux principales particularités qui distinguent le cas de la contraction dynamique de celui de la contraction statique :

1° L'énergie totale qu'absorbe l'élasticité de contraction, dans le cas de soulèvement ou d'abaissement des charges, possède une valeur intermédiaire à celles de l'énergie qui répondrait au soutien fixe de ces mêmes

charges, pendant le même temps, dans les deux positions extrêmes entre lesquelles le travail mécanique déplace ou fait mouvoir les charges.

Cette proposition peut être exprimée par une formule semblable à celle qui a été donnée pour l'élasticité créée dans le cas de contraction dynamique :

$$\text{Én. dyn. tot.} = \frac{\text{Én. st. correspondante}}{2}.$$

2° Considérée à tous les instants du mouvement uniforme qui entraîne la charge, l'énergie consacrée à la création de la force élastique, agent du mouvement, se montre en variation incessante ; proportionnelle au raccourcissement musculaire, elle augmente ou diminue graduellement en même temps que ce raccourcissement. Sa valeur, pendant la durée d'une même contraction, peut donc varier de zéro à la valeur maxima qui répond au maximum de raccourcissement.

Il résulte de cette proposition qu'un travail mécanique, accompli au début même du raccourcissement musculaire, ne dépense presque point d'énergie en pure perte, j'entends pour la création de l'élasticité qui équilibre la résistance opposée par le muscle à son changement de forme et de consistance au moment de la contraction; tandis que le même travail, accompli près de la fin du raccourcissement musculaire, en dépense, dans le même but, une quantité relativement considérable.

Tenons-nous-en à ces indications. Je ne saurais mieux faire, pour les compléter, que de renvoyer au schéma

n° 9 (page 63), qui exprime si clairement la valeur de l'élasticité créée dans les trois cas de travail statique, travail positif et travail négatif. Ce schéma vise aussi bien l'énergie chimique originelle, source du travail, que la force élastique provenant de la transformation immédiate de cette énergie chimique, et dont la création sert de préambule nécessaire à la production du travail extérieur lui-même. Tout ce qui vient d'être dit se lit très bien dans ce schéma.

Ainsi, l'allongement d'un muscle qui soutient un poids à la descente, dans un temps donné, apparaît comme l'équivalent, en sens inverse, du raccourcissement de ce même muscle, dans les mêmes limites, avec soulèvement du même poids, pendant le même temps. Donc, l'élasticité dynamique du muscle doit mettre en jeu, dans les deux cas, la même quantité d'énergie, c'est-à-dire la moyenne de l'énergie nécessaire pour soutenir la charge en équilibre, d'une part à la hauteur culminante du raccourcissement, d'autre part à la hauteur la plus basse.

Ainsi encore, se manifestent la croissance et la décroissance de l'énergie transformée en élasticité musculaire, à mesure que le raccourcissement ou l'allongement approchent de leur fin et que la force élastique, créée par ce changement de longueur, tend vers son maximum ou vers la valeur zéro.

Voilà théoriquement posée, dans des termes systématiquement simplifiés, la question du mouvement énergétique qu'entraîne la création de la force élastique du muscle accomplissant un travail extérieur mécanique.

Il faut voir maintenant si l'expérience répond à cette question dans le même sens que la théorie. La science, en effet, fournit, sur les mouvements de l'énergie, dans le cas de contraction dynamique, des démonstrations directes fort intéressantes.

§ 2. — Vérifications expérimentales. — De l'échauffement musculaire indicateur de la valeur proportionnelle de l'énergie mise en mouvement par la création de l'élasticité dynamique.

La démonstration fondamentale qu'il importe de donner maintenant consiste dans la répétition d'expériences parallèles à celles qui nous ont fait constater le mouvement énergétique dans le cas de contraction statique.

Pour faire cette constatation, c'est-à-dire pour déterminer la proportion d'énergie mise en œuvre par le soutien fixe d'une charge, il nous a suffi de chercher l'influence qu'exerce sur l'échauffement musculaire : 1° la valeur de la charge soutenue par le muscle, 2° le degré de raccourcissement imprimé à l'organe par la contraction. Ce sont donc les mêmes influences que nous avons à étudier, au point de vue de l'échauffement, dans le cas de contraction dynamique ; et, pour retirer de cette étude tous les enseignements qu'elle comporte, il faut la faire de manière à comparer les résultats obtenus avec ceux des expériences sur la contraction statique.

Nous avons déjà indiqué la condition nécessaire pour cette comparaison ; c'est l'élimination du *travail mécanique* exécuté par la contraction dynamique. Il faut que,

dans les deux cas, l'énergie qui produit le travail intérieur, c'est-à-dire l'élasticité active du muscle, soit transformée tout entière en chaleur sensible. L'artifice bien connu, qui doit être employé dans ce but, a été emprunté à J. Béclard. Il consiste dans la neutralisation du travail positif par le travail négatif; et cette neutralisation s'obtient, comme je l'ai déjà dit (page 68), en associant la descente et la montée de la charge dans les expériences sur la contraction dynamique.

Montrons par un exemple comment on doit organiser le dispositif destiné à uniformiser les conditions expérimentales, pour comparer la contraction statique à la contraction dynamique. Ainsi, j'emploierai d'abord mon biceps à soutenir, à + 20° au-dessus de la position horizontale de l'avant-bras, un poids de 3 kilog., pendant 2 minutes, et je noterai l'échauffement. Puis j'exécuterai le même travail de soutien, l'avant-bras étant fléchi de 60° moins, et je noterai encore l'échauffement, qui sera moindre. Voilà pour la contraction statique. Pour la contraction dynamique correspondante, je consacrerai les 2 minutes de la durée de l'expérience à monter et à descendre, sans arrêt, le poids de 3 kilog., entre la position — 40° et la position + 20°; et je noterai encore l'échauffement. Or cet échauffement donnera la mesure de l'énergie consacrée à la création de l'élasticité active du muscle, pendant la contraction dynamique, au même titre que les deux autres échauffements représentent l'énergie mise en mouvement dans les deux cas de contraction statique qui sont comparés au cas de contraction dynamique. Et, en effet, dans ce dernier cas,

le travail mécanique ne peut rien ajouter à l'énergie *intérieure*, ni rien en retrancher, l'effet *extérieur* du travail positif étant neutralisé par celui du travail négatif.

Cet exemple sera exploité tout à l'heure, sous la forme même qu'il vient de revêtir, pour la comparaison de la quantité d'énergie mise en mouvement par la contraction statique et la contraction dynamique correspondante. Mais il est bon, auparavant, de montrer comment se traduisent expérimentalement, au point de vue de l'échauffement, les variations qu'on imprime à la charge et au degré du raccourcissement des muscles, dans le cas de contraction dynamique, c'est-à-dire quand ces organes sont employés à faire du travail moteur.

a. *Influence de la valeur de la charge sur l'échauffement du muscle en contraction dynamique, pour l'exécution d'un travail moteur.* — Dans toutes les expériences, on a fait accomplir à l'avant-bras un mouvement de flexion allant de — 40° à + 20° et durant une minute, mouvement immédiatement suivi du relâchement graduel des fléchisseurs ramenant, en une minute également, l'avant-bras à la position — 40°. Parfois, la succession des deux mouvements a été renversée : on a commencé par le travail négatif et fini par le travail positif. Les charges étudiées et comparées ont été : 1^{kg}, 3^{kg}, 5^{kg}. En fusionnant les résultats obtenus sur les différents sujets, on obtient les chiffres suivants :

Charge de	1 kilog.	Échauffement moyen du biceps.....	0°,052
—	3 kilog.	—	0°,147
—	5 kilog.	—	0°.238

Ces résultats reproduisent très sensiblement, quant à la proportion de l'échauffement, ceux qui ont été obtenus dans l'étude du muscle en contraction statique. Conclusion : *Quand un muscle est en contraction dynamique alternativement positive et négative, si l'étendue et la durée de la contraction restent les mêmes dans tous les cas, l'échauffement qu'éprouve l'organe est proportionnel aux charges qu'il entraîne dans son travail moteur.*

b. *Influence du degré de raccourcissement du muscle sur l'échauffement du tissu musculaire en contraction dynamique pour l'exécution d'un travail moteur.* — Le plus grand nombre de mes expériences ont été exécutées dans les conditions suivantes : l'avant-bras étant toujours chargé d'un même poids, 3^{kg}, on faisait exécuter au sujet deux mouvements de va-et-vient, c'est-à-dire deux montées et deux descentes, chacune de trente secondes de durée, ce qui portait à deux minutes la durée totale du travail du muscle biceps. Ces mouvements étaient accomplis tantôt entre $-20°$ et $0°$, tantôt entre $0°$ et $+20°$; c'est-à-dire que l'avant-bras était inégalement fléchi et que le biceps travaillait sous un état de raccourcissement inégal dans les deux cas. Le levier antibrachial affectait, du reste, dans chaque cas, les mêmes inclinaisons soit au-dessous, soit au-dessus de la ligne horizontale formée par l'avant-bras fléchi à angle droit : condition favorable à la comparaison des expériences, en ce sens que cette condition permettait au biceps d'agir symétriquement sur le levier dans les

deux cas d'inégal raccourcissement musculaire. Voici les résultats constatés dans ces expériences :

		Échauffement moyen du biceps.
Travail musculaire entre........	— 20° et 0°	0°,197
—	0° et + 20°	0°,265

On voit que l'échauffement est sensiblement supérieur dans le dernier cas. *Le même travail moteur peut donc entraîner une plus grande dépense d'énergie quand le muscle travaille sous un état de raccourcissement plus prononcé.*

D'autres expériences ont eu pour but d'introduire un troisième terme dans la comparaison des effets produits par l'influence de raccourcissements musculaires différents. On a comparé le travail moteur accompli par le biceps déplaçant une charge de 4^{kg} : entre — 40° et — 16°, entre — 16° et + 5°, enfin entre + 5° et + 27°. Ces différents degrés de flexion ont été choisis, on le sait, parce qu'ils entraînent, pour le biceps, des degrés régulièrement croissants de raccourcissement. En effet :

La flexion	— 40°	correspond à un raccourcissement......	1
—	— 16°	—	2
—	+ 5°	—	3
—	+ 27°	—	4

On a, dans ce cas encore et pour chaque phase, fait exécuter au sujet seulement deux mouvements de va-et-vient de l'avant-bras, c'est-à-dire deux montées et deux descentes, de trente secondes de durée chacune. Il importe beaucoup de ne point dépasser ce nombre de mouvements. Je dirai pourquoi plus loin. Les résultats

des expériences instituées dans ces nouvelles conditions sont indiqués ci-dessous :

		Échauffement moyen du biceps.
Travail musculaire entre.....	— 40° et — 16°	0°,126
—	— 16° et — 5°	0°,204
—	+ 5° et + 27°	0°,285

Il résulte de ces chiffres que la loi de l'influence du degré de raccourcissement musculaire, sur l'échauffement du muscle en contraction dynamique, reproduit exactement celle qui traduit cette même influence dans le cas de contraction statique : *Quand un muscle exécute un travail moteur uniforme, avec même charge et même longueur du chemin parcouru par cette charge, à la montée et à la descente, l'échauffement musculaire est proportionnel à l'état de raccourcissement moyen sous lequel l'organe accomplit son travail.*

Ainsi les faits expérimentaux sont, dans leur ensemble, en conformité suffisamment approximative avec les prévisions théoriques. Celles-ci établissent que, dans le cas de contraction dynamique, comme dans celui de contraction statique, à charge égale, l'échauffement du muscle est fonction du degré de raccourcissement musculaire, en ce sens que la quantité de chaleur produite, *dans chacune des phases successives* de la contraction croissante ou décroissante, croit ou décroit proportionnellement à ce raccourcissement du muscle. Or, les chiffres ci-dessus montrent qu'en effet le biceps, *en accomplissant le même travail mécanique*, alternativement positif et négatif, s'échauffe d'autant plus, par-

tant dépense d'autant plus d'énergie, que le muscle travaille sous un raccourcissement plus prononcé.

Dans les trois séries d'expériences, en effet, la charge mise en mouvement est la même, et le muscle lui fait toujours parcourir le même chemin ; les raccourcissements et les allongements alternatifs de la contraction et de la décontraction ont, en effet, constamment la même valeur absolue. Mais ils n'ont pas la même étendue relativement à la longueur totale du muscle. La longueur moyenne de celui-ci décroît du premier au troisième cas, et l'échauffement musculaire suit une marche inverse : d'où résulte la démonstration expérimentale que, dans la contraction dynamique, le raccourcissement du muscle exerce, sur l'échauffement musculaire — donc sur la dépense d'énergie — la même influence que dans la contraction statique.

c. *Comparaison de l'énergie mise en jeu dans les cas de contraction statique et de contraction dynamique correspondante.* — J'ai consacré à cette comparaison un très grand nombre d'expériences qui étaient exécutées en trois temps : dans le premier temps, je déterminais l'échauffement produit dans le biceps par le soutien fixe d'une charge, l'avant-bras étant à la position angulaire — 40° ; le deuxième temps était consacré à la détermination de l'échauffement qui survenait quand le poids était soutenu à + 20° ; enfin, dans le troisième et dernier temps, on s'employait à la mesure de l'échauffement causé par le passage de l'avant-bras de l'angle — 40° à l'angle + 20° et de l'angle + 20° à l'angle — 40°,

ou inversement. La charge soutenue ou entraînée a été le plus souvent 3kg, très rarement 5kg. Dans les deux cas de soutien fixe, la contraction durait deux minutes; elle avait la même durée avec le travail moteur : une minute pour la montée, une minute pour la descente. C'est surtout dans ce cas qu'il faut éviter de multiplier le nombre des mouvements; autrement on introduit dans le problème un nouvel élément qui en fausserait la solution (il sera étudié à part).

Quand on s'est mis à l'abri des causes d'erreur, voici les résultats donnés par les expériences :

		Échauffement moyen du biceps.
Soutien fixe à........................	— 40°	0°,075
—	+ 20°	0°,200
Montée et descente entre......	— 40° et + 20°	0°.120

Ce dernier chiffre se rapproche de celui qui est indiqué par la théorie. Pourtant il lui est sensiblement inférieur. Provisoirement, je négligerai le déficit; je ne veux pas le mettre cependant au compte des écarts possibles dans des expériences de ce genre. Il trouvera son explication plus tard. Il ne saurait, en tout cas, empêcher d'admettre l'une des plus utiles démonstrations de la présente étude : à savoir que *l'élasticité active d'un muscle, passant, par l'effet d'une contraction dynamique, d'un certain état de raccourcissement à un autre, représente, d'après la cote des échauffements, la moyenne de l'élasticité active possédée par le muscle dans chacun de ces deux états statiques.*

C'est une démonstration nette de l'exactitude du prin-

cipe sur lequel est basée la détermination de la valeur relative attribuée à l'énergie dépensée par la contraction dynamique. Cette valeur est bien, en effet, la moyenne des deux valeurs qui appartiennent à l'énergie statique, dans les deux positions extrêmes entre lesquelles oscille la charge, lorsqu'elle est entraînée par la contraction dynamique. Si la position inférieure répondait à l'extrême allongement du muscle, l'énergie consommée passerait, comme le raccourcissement musculaire, de zéro au maximum ; elle deviendrait ainsi équivalente à la moitié de celle que dépense la contraction statique correspondante :

$$\text{Én. dyn.} = \frac{\text{Én. st.}}{2}.$$

§ 3. — Suite des vérifications expérimentales sur la proportion d'énergie mise en œuvre dans le cas de contraction dynamique. — Expériences sur les muscles isolés de la grenouille. — Signification des faits acquis par les études antérieures sur le travail positif.

Les démonstrations qui viennent d'être faites suffisent amplement à la justification des propositions par lesquelles nous avons exprimé les caractères du mouvement énergétique qui accompagne la contraction dynamique. Nous allons pourtant renforcer ces preuves expérimentales, en tirant, des études antérieures faites sur les muscles isolés de grenouille, les faits qui peuvent être interprétés dans le même sens que ceux dont il vient d'être rendu compte.

On peut, en effet, dans les faits déjà acquis sur le travail positif, trouver une réponse satisfaisante aux principales questions qui se posent dans l'étude de l'énergie mise en œuvre par la contraction dynamique.

Est-il vrai que l'énergie dépensée, loin d'être uniforme, dans chaque phase de la contraction, débute à la valeur zéro et s'accroisse graduellement avec la valeur du raccourcissement, quand le muscle soulève un poids et fait ainsi du travail positif? En d'autres termes, est-il exact que la quantité d'énergie dépensée par le muscle, aux différents temps des changements qu'il imprime à son élasticité pour élever une charge, soit proportionnelle au degré de raccourcissement que le muscle affecte à ces différents temps? Est-il certain, enfin, que l'énergie dépensée soit en rapport avec la valeur de la charge? Tout cela peut être prouvé à l'aide des caractères attribués par les auteurs à l'échauffement qu'éprouve le muscle de grenouille quand il fait du travail mécanique, *en se raccourcissant plus ou moins et en soulevant des charges plus ou moins fortes.*

a. *Échauffement du muscle de grenouille dans le cas de travail positif avec charge constante et raccourcissement musculaire variable.* — Il est surtout intéressant de savoir si, d'après les faits publiés dans la science, la loi de la dépense de l'énergie, aux différents temps du raccourcissement d'un muscle qui élève un poids, est bien conforme à la formule donnée ci-devant, c'est-à-dire si l'énergie consommée dans chaque phase de la contraction croît avec celle-ci. Pour cela il faut cher-

cher les expériences dans lesquelles on a fait travailler le muscle sous des raccourcissements variables, et comparer entre eux les différents échauffements produits dans les différents cas.

Ces expériences, on les trouve dans les séries du mémoire de Heidenhain (1). Il y en a qui, tout en visant autre chose que la démonstration actuelle, s'y adaptent parfaitement et se montrent ainsi d'autant plus probantes.

Les expériences auxquelles je fais allusion appartiennent à la catégorie de celles que Heidenhain a instituées pour étudier l'influence de la fatigue sur la production de chaleur par le travail musculaire. Dans ces expériences, l'échauffement observé représente bien la totalité de l'énergie mise en mouvement par la contraction musculaire, parce que le dispositif expérimental ne permettait pas d'empêcher la restitution au muscle de l'énergie absorbée par le travail extérieur. En effet, le poids soulevé à chaque secousse retombait librement en tendant le muscle relâché. Il y avait donc destruction du travail positif représenté par le soulèvement du poids et reprise, par le muscle, sous forme de chaleur sensible, de l'énergie contenue dans le travail détruit. Dans ces conditions, on peut considérer les indications de température fournies par les expériences de Heidenhain comme étant en correspondance avec l'énergie totale développée par le muscle.

A première vue, ces indications de température ne témoignent point, loin de là, en faveur de la démons-

(1) *Loc. cit.*, p. 76, 77, 78.

tration cherchée. En effet, les expériences de Heidenhain, au nombre de quatre, donnent les résultats moyens que voici : Le chemin parcouru par la charge soulevée, quand le muscle se contracte, tombe de 20 à 10, du fait de la fatigue, et la diminution corrélative de l'échauffement musculaire va de 47 à 10. Celle-ci est donc près de deux fois et demie plus considérable que la diminution du chemin parcouru par la charge. Il semble ainsi qu'il n'y ait aucune proportionnalité entre l'échauffement et le degré du raccourcissement musculaire. L'écart est véritablement considérable.

Mais d'abord les grandes secousses ont peut-être un peu plus de durée que les petites, ce qui augmenterait, pour les premières, le temps pendant lequel le muscle est en activité et, en même temps, la dépense d'énergie.

De plus — et c'est là le point capital — les résultats de ces expériences doivent subir une certaine correction, conformément aux conclusions de la discussion à laquelle nous nous sommes livrés précédemment, à propos du travail statique. Ici encore, il faut compter avec l'*allongement musculaire* déterminé par la fatigue, et avec la perturbation que cet élément introduit dans l'activité de la production de chaleur.

Si le chemin parcouru par la charge diminue seulement de moitié, la diminution du raccourcissement musculaire est, en réalité, beaucoup plus considérable. Sous l'influence de la fatigue, le muscle s'est, en effet, allongé de plus en plus, ce qui réduit singulièrement la valeur du rapport de la longueur perdue par le muscle en contraction à la longueur totale que prend

l'organe au repos. Ajoutons que l'extension qu'il a subie l'expose à absorber de l'énergie pour la reconstitution de sa longueur normale. Enfin, pour une cause non encore déterminée, l'échauffement musculaire est toujours exubérant au début des expériences.

En définitive, toute compensation faite relativement à l'influence de l'allongement musculaire sur l'échauffement de la contraction dynamique, on peut affirmer que les expériences de Heidenhain sont en accord avec les nouvelles données du problème de la thermodynamique musculaire.

Ces nouvelles données attribuent leur véritable valeur à ces expériences de Heidenhain, comme à toutes les expériences semblables qui ont été faites ultérieurement. En voyant, dans ces expériences sur l'influence de la fatigue musculaire, la production de chaleur diminuer beaucoup plus vite que le travail, on en arrivait nécessairement à cette conclusion, singulièrement paradoxale, que le muscle fatigué travaille plus économiquement que le muscle frais. On sait maintenant à quoi s'en tenir sur cette apparence. Ce n'est pas le muscle *fatigué* qui travaille plus économiquement ; c'est le muscle *surallongé* qui *se raccourcit fort peu*.

Du reste, dans les expériences sur la grenouille, ce n'est pas seulement avec les muscles fatigués qu'on a constaté que la production de chaleur diminue plus vite que la hauteur de soulèvement de la charge. Nawalichin (1) a parfaitement observé ce fait dans les muscles

(1) *Pfluger's Archiv.*, t. XIV.

non fatigués. S'il n'a pas su, lui non plus, le rapporter à sa véritable cause, il l'a, du moins, mis nettement en évidence. Il s'est bien rendu compte qu'à côté de la quantité d'énergie chimique transformée en travail mécanique, il y en a une autre, variable et plus grande, qui paraît se dépenser en pure perte, *quand les charges sont soulevées par une grande contraction.*

La hauteur du soulèvement n'est pas précisément ce qu'il fallait considérer, mais bien le *degré de raccourcissement* du muscle qui soulève la charge. C'est en effet ce degré de raccourcissement qui règle la production de la force élastique cause de la dépense de cette énergie chimique excédante. Dans les « conclusions provisoires » que Nawalichin a tirées de ses expériences, il dit nettement que, si l'on a le choix de soulever un poids à une certaine hauteur par une série de *petites* contractions ou par une seule *grande*, il faut employer la première méthode, qui est plus avantageuse, parce qu'elle permet d'accomplir le travail avec moins de dépense d'énergie chimique que la seconde. Rien de plus juste, si l'on ajoute que, pour posséder cet avantage, les *petites* contractions doivent agir sur la charge quand le muscle est à son maximum d'allongement normal. L'organe pourrait exécuter les mêmes *petites* contractions, étant près de son maximum de racourcissement, et il en résulterait, pour la dépense d'énergie chimique, un effet précisément inverse à celui que Nawalichin a observé.

b. *Échauffement du muscle de grenouille dans le cas de travail positif avec raccourcissement musculaire cons-*

tant et charge variable. — Ce cas est des plus simples. Il s'agit de montrer, par les faits connus, qu'un muscle qui se raccourcit d'une quantité à peu près égale, en soulevant des charges différentes, s'échauffe d'autant plus que la charge soulevée est plus forte. Pour cela, il y a eu nécessité à employer des excitations *supramaximales* déterminant toujours le maximum du raccourcissement musculaire, ou des excitations variées, proportionnées à l'accroissement de la charge et à la résistance plus grande que les éléments constitutifs du muscle opposent alors à leurs déplacements réciproques. On a pu constater, partout, que, dans ces conditions, l'échauffement du muscle s'accroît avec la valeur des charges. Il est même arrivé que la proportionnalité a été dépassée, ce qui tient à l'intervention de facteurs étrangers, introduits par les conditions extraphysiologiques des expériences, et dont, pour cette raison, il n'y a pas lieu de tenir compte (1).

La nécessité d'employer des excitations supramaximales ou de proportionner l'excitation à la charge pour obtenir le même raccourcissement musculaire, dans les expériences en question, les fera suspecter par quelques

(1) Il s'agit surtout du facteur tension primitive du muscle par la charge, au moment où le muscle va entrer en contraction, facteur bien étudié par Heidenhain d'abord, puis par A. Fick, etc. Ce sujet a donné lieu à des études consciencieuses et laborieuses, mais nécessairement un peu confuses, parce que l'objet n'en est pas nettement défini et qu'on ne peut, du reste, l'isoler d'objets circonvoisins dont l'influence s'est nécessairement fait sentir dans le résultat des expériences. Toutefois, parmi les résultats obtenus dans des conditions expérimentales simples, il n'en est pas un qu'on ne puisse adapter aux données nouvelles de la thermodynamique musculaire.

physiologistes. Ils se défieront surtout de la seconde condition, parce que, à leurs yeux, les différences d'échauffement, pour avoir leur signification, doivent être obtenues par les seuls changements qu'on fait intervenir dans le facteur charge. Il me serait facile de prouver qu'elles dépendent de ces changements, à l'exclusion de ceux qui modifient l'intensité de l'excitation. Mais il vaut mieux montrer que l'influence de la charge se manifeste, aussi nettement et aussi sûrement, dans les expériences où l'excitation qui provoque la contraction garde une valeur uniforme, et où, par conséquent, le raccourcissement musculaire n'affecte pas la même valeur. C'est qu'on peut alors reconstituer, à peu près, les chiffres de l'échauffement que le travail mécanique du muscle aurait provoqué, si celui-ci s'était raccourci de la même quantité dans tous les cas.

Le mémoire de Heidenhain nous fournira encore les éléments de cette démonstration. Quatre expériences y sont consacrées à l'étude de l'influence de la charge sur la production de chaleur dans le muscle qui fait du travail positif. Prenons-en une au hasard, la dernière par exemple (*Versuch* XI, p. 87) et considérons trois cas, dans lesquels l'écart des charges ne soit pas assez grand pour que nous ayons à faire de grandes rectifications, du fait de la différence de l'allongement résultant de l'action de ces charges sur le muscle au repos. Les numéros 15, 16, 17 conviennent pour cet objet. Ils répondent aux charges :

100	avec raccourcissement	musculaire de	5,7	et échauffem. de	12,5
150	—	—	4,5	—	12,5
200	—	—	3,3	—	12,0

Dans les trois cas, l'échauffement est à peu près le même, quoique la charge varie du simple au double. Mais si l'on remarque que le raccourcissement musculaire varie presque dans la même proportion, en sens inverse de la charge, et si l'on se reporte aux faits précédents, on restera convaincu que l'échauffement 12, occasionné par le soulèvement de la charge, se serait approché du chiffre 24 si le soulèvement s'était élevé à 5,7, au lieu de 3,3. Ajoutons qu'il faut aussi, dans une certaine mesure, tenir compte de l'allongement plus grand exercé par la charge 200, car cet allongement concourt à abaisser aussi le chiffre de la chaleur produite.

En résumé, en appliquant aux résultats des expériences faites sur le gastrocnémien de la grenouille, pour étudier la contraction dynamique, les mêmes rectifications nécessaires qu'aux résultats des expériences de contraction statique, on arrive à démontrer que, de même que celles-ci, celles-là s'accordent, au point de vue de leur signification, avec les expériences exécutées sur le biceps de l'homme.

§ 4. — Résumé de l'étude expérimentale de l'échauffement qui traduit la dépense d'énergie consacrée a la création de l'élasticité musculaire dans le cas de contraction dynamique.

I. — La théorie indique, d'une part, que l'échauffement musculaire, indice de la dépense d'énergie, dans le cas de contraction dynamique, obéit aux mêmes lois

fondamentales que dans le cas de contraction statique; d'autre part, que cet échauffement suit, dans ses variations, exactement la même marche que la création de la force élastique.

Ainsi, pour ne citer que les points se présentant avec quelque aspect particulier, on peut établir *a priori* ce qui suit :

1° L'échauffement déterminé par une contraction dynamique qui, avec une charge et dans un temps donnés, amène le muscle, par un mouvement uniforme, du raccourcissement zéro au raccourcissement maximum, puis de ce raccourcissement maximum au raccourcissement zéro, présente une valeur équivalant à la moitié de celle de l'échauffement que produit le maintien de la contraction au raccourcissement maximum pendant le même temps et avec la même charge.

2° Donc, tandis que la dépense d'énergie est la même à tous les instants d'une contraction statique, cette dépense est en variation incessante *pendant* l'exécution d'une contraction dynamique, c'est-à-dire croît ou décroît à mesure que le raccourcissement s'accentue ou diminue, suivant qu'il y a travail positif ou travail négatif.

3° Il résulte nécessairement de cette dernière proposition que le travail mécanique d'un muscle est exécuté d'autant plus économiquement que le muscle travaille sous un état de raccourcissement moins prononcé.

II. — Ces diverses lois et toutes celles qui s'y rattachent sont confirmées par les vérifications expérimen-

tales, au moyen de la mesure de l'échauffement qu'éprouve le biceps mis en contraction dynamique, avec neutralisation du travail mécanique extérieur, neutralisation produite par la conjugaison du travail positif et du travail négatif équivalent.

Appliquées à l'étude de l'influence des charges et des divers degrés de raccourcissement, ainsi qu'à la comparaison de la dépense d'énergie dans les cas de soutien fixe des charges ou de soutien pendant l'ascension et la descente, les vérifications expérimentales permettent d'établir les lois suivantes :

1° Quand un muscle est en contraction dynamique, alternativement positive et négative, si l'étendue et la durée de la contraction restent les mêmes dans tous les cas, l'échauffement qu'éprouve l'organe est proportionnel aux charges qu'il entraîne dans son travail moteur.

2° Quand un muscle exécute un travail moteur uniforme, avec même charge et même longueur de chemin parcouru par cette charge à la montée et à la descente, l'échauffement musculaire est proportionnel à l'état de raccourcissement moyen sous lequel l'organe accomplit son travail.

3° L'élasticité active d'un muscle, passant, par l'effet d'une contraction dynamique, d'un certain état de raccourcissement à un autre, représente, d'après la cote des échauffements, la moyenne de l'élasticité active possédée par le muscle dans chacun de ces deux états statiques.

III. — Les expériences sur le muscle gastrocnémien de la grenouille, exécutées antérieurement, particu-

lièrement celles de Heidenhain, témoignent dans le sens exposé ci-dessus. Mais il faut les interroger en y introduisant les rectifications commandées par la notion exacte des conditions du raccourcissement musculaire, à savoir que : 1° le raccourcissement musculaire ne s'apprécie pas par la longueur *absolue* perdue par le muscle, au moment de sa contraction, mais par le *rapport* de cette longueur perdue à la longueur totale de l'organe pendant l'état de repos ; 2° cette longueur totale, *dans les organes isolés*, dépend de la valeur de la charge et de l'état de fatigue du muscle auquel cette charge est attachée.

En tenant compte de ces rectifications, on peut constater que l'influence des variations de la charge et du raccourcissement musculaire s'est manifestée, dans les expériences sur le gastrocnémien de la grenouille, avec les mêmes caractères que dans les expériences sur le biceps de l'homme.

Bornons-nous à ces propositions principales, pour ne pas trop nous répéter.

Nous verrons plus tard comment il faut comprendre le rapport de l'échauffement musculaire, ou de l'énergie qu'il représente, avec le travail mécanique que le muscle accomplit.

A cette occasion, nous retrouverons de nouvelles démonstrations expérimentales, particulièrement en ce qui regarde le travail négatif.

Art. 2. — De la participation présumée des plaques motrices terminales des nerfs musculaires à la dépense d'énergie qu'entraîne la contraction. Influence exercée sur l'échauffement du muscle par la nature et le nombre des changements d'état qu'elles excitent dans le faisceau contractile.

J'ai encore à exposer, sur le mouvement énergétique accompagnant la contraction musculaire, un certain nombre de faits que j'ai systématiquement rattachés au rôle joué par le système nerveux dans la physiologie du muscle. C'est entrer en pleine et pure hypothèse et se heurter à un bien dangereux écueil. J'aurais pu l'éviter sans doute. Mais il m'a paru que je ne devais pas reculer devant les conséquences du principe que j'ai posé sur l'utilisation directe de l'énergie mise en mouvement dans l'économie animale pour la création du *travail physiologique* des tissus organisés.

a. *Position de la question.* — Jusqu'à présent, la dépense d'énergie qu'entraîne la contraction musculaire a été tout entière mise au compte du *travail physiologique* du tissu propre du muscle. Pourtant il n'y a pas que ce tissu qui travaille. La plaque nerveuse terminale joue aussi un rôle important, en communiquant au faisceau musculaire l'excitation qui le met en tension élastique. Or cette excitation ne peut être considérée autrement que comme un travail physiologique intérieur spécial, impliquant une dépense d'énergie, c'est-

à-dire une participation à l'échauffement que le muscle éprouve au moment de sa contraction. Que cette participation soit minime, dans les conditions où nous nous sommes placés jusqu'à présent pour étudier l'élasticité active du muscle, *a priori* cela semble incontestable. Mais on comprend que ces conditions puissent être modifiées, au point de modifier aussi, plus ou moins profondément, l'échauffement par lequel se traduit la dépense d'énergie dans la contraction musculaire.

Il y a donc lieu d'étudier cette participation du travail de la plaque motrice terminale au mouvement énergétique qui se passe dans le muscle en contraction.

Comme introduction à cette étude, je rappellerai la dernière expérience rapportée ci-devant (*page* 152) et qui a pour objet la comparaison de l'échauffement suscité dans le muscle par la contraction statique et la contraction dynamique. Théoriquement, l'échauffement, indice de l'énergie consacrée à la création de l'élasticité musculaire, devrait être, dans le cas de contraction dynamique, égal à la moitié de la somme des échauffements provoqués par les deux contractions statiques correspondantes. En fait, il a été constaté expérimentalement que l'échauffement produit par la contraction dynamique est un peu inférieur à cette moyenne. J'ai déjà dit que le déficit pourrait, à la rigueur, être considéré comme un écart purement accidentel. Mais je crois possible de démontrer que ce déficit trouve une explication naturelle dans certaines données, que nous allons utiliser pour l'étude de la participation des plaques ner-

veuses terminales à la dépense d'énergie résultant de la contraction musculaire.

b. *Influence de la nature du travail mécanique extérieur sur l'échauffement musculaire.* — Et d'abord, à quel moment du travail moteur se produit le déficit en question ? Doit-on le placer pendant le travail positif ou pendant le travail négatif? Pour s'en assurer, il fallait étudier le travail moteur en en dissociant les deux phases, au lieu de les réunir, comme il a été fait jusqu'à présent.

1° *Comparaison de l'échauffement produit par le travail statique et le travail positif correspondant.* — Les expériences ont été faites avec la charge de 5^{kg}, et la contraction musculaire n'a eu qu'une minute de durée. Donc, soutien de la charge à — 40° et à + 20° pendant une minute et soulèvement de cette charge de — 40° à + 20° dans le même temps. Moyenne des résultats obtenus :

Soutien fixe...	— 40°	Échauffement du biceps..	0°,126
—	... + 20°	—	.. 0°,238
Soulèvement de — 40 à + 20°		—	.. 0°,183

Le dernier chiffre (échauffement produit pendant le travail extérieur positif) est justement la moyenne exacte des deux autres. Il ne faut attacher aucune importance à cette apparente précision, qui en pareil cas, ne peut être qu'une coïncidence fortuite. Mais il paraîtrait bien, d'après cette série d'expériences, que le déficit dont nous cherchons la place ne se produit pas pendant le travail

positif. Il s'y produit d'autant moins que cette sorte de travail entraîne une absorption d'énergie, diminuant la valeur de l'échauffement, lequel devrait être majoré en conséquence. D'où il résulte, en définitive, que l'énergie mise en œuvre par le muscle qui se contracte, en faisant du travail positif, est plus grande que la moyenne indiquée par la théorie pour la création de l'élasticité musculaire.

2° *Comparaison de l'échauffement dû respectivement au travail positif et au travail négatif.* — Les conditions des expériences instituées pour faire cette comparaison ont été celles de la série précédente : le biceps soulevait ou abaissait un poids de 4^{kg}, en une minute, entre — 40° et + 20°.

Résultats :

		Echauffement moyen du biceps.
Soulèvement de	— 40° à + 20°	0°,108
Abaissement de	+ 20° à — 40°	0°,095

Ainsi, le travail de descente, accompli d'une manière exactement symétrique au travail de montée, échauffe moins que ce dernier le tissu musculaire. Donc si, dans nos expériences types sur l'énergie mise en œuvre par le biceps faisant du travail statique ou du travail mécanique, l'échauffement observé avec ce dernier est réellement un peu inférieur à celui qui est indiqué par la théorie, le déficit provient de la phase négative de ce travail.

Il n'y a guère à douter de l'exactitude de cette conclusion. Les résultats qui viennent d'être signalés plaident

d'autant plus en sa faveur, que ces résultats ne donnent même pas la vraie mesure de la différence d'énergie, mise en œuvre dans les deux cas de travail positif et de travail négatif. En effet, de même qu'il faut majorer l'échauffement causé par le travail positif, de même il faut retrancher quelque chose à celui du travail négatif; car, dans ce dernier cas, la chaleur libérée ne provient pas tout entière de l'énergie mise en œuvre par le travail intérieur du muscle : une portion a pour origine le travail mécanique détruit pendant l'abaissement de la charge.

Comment interpréter de tels résultats? On ne saurait les expliquer que par l'intervention d'une cause intercurrente agissant inégalement, suivant les cas, à côté de la cause fondamentale, permanente, qui suscite la plus grande part de l'échauffement et qui réside dans la création de la tension élastique du tissu musculaire.

Cette cause intercurrente variable ne peut être que l'excitation originelle de la contraction, c'est-à-dire le travail physiologique des plaques nerveuses terminales. Évidemment, ce travail varie, ainsi que l'échauffement qui en est la conséquence, dans les trois cas considérés.

Ainsi, dans la contraction statique uniformément maintenue, l'excitation nerveuse qui provoque cette contraction est elle-même simple et uniformément prolongée. Tout au moins, peut-on admettre, en appliquant le principe du mouvement vibratoire, au nerf comme au muscle, que l'excitation est composée de phases successives tellement rapprochées qu'elles se fondent

ensemble au point de ne pouvoir être distinguées les unes des autres.

Dans le deuxième cas, celui du muscle employé à faire du travail extérieur positif, l'excitation nerveuse varie nécessairement du commencement à la fin de la contraction. C'est comme une excitation répétée en série croissante.

Naturellement, avec le travail négatif, le cas est le même, mais de sens inverse ; l'excitation répétée varie en décroissant.

Or, ne peut-on pas supposer que l'excitation croissante exige plus d'énergie pour sa mise en œuvre que l'excitation décroissante ? Cette hypothèse suffit à expliquer l'un des faits dont nous avons à chercher l'interprétation, je veux dire la supériorité de l'échauffement du travail positif sur celui du travail négatif.

De plus, n'est-il pas vraisemblable que les excitations répétées communiquées au muscle par les plaques nerveuses terminales, dans le cas de travail positif, dépensent plus d'énergie et mettent ainsi en liberté plus de chaleur sensible que l'excitation simple, uniforme, plus ou moins prolongée, qui intervient dans la provocation de la contraction statique parfaitement fixe ? Ceci expliquerait pourquoi l'échauffement constaté dans le cas de travail positif excède un peu celui que la seule activité du tissu musculaire est capable de produire, d'après la théorie.

Cette seconde hypothèse se prêtait à une vérification expérimentale. Si vraiment l'excitation variable dépense plus d'énergie que l'excitation uniforme, la répétition

des excitations variables transmises à un muscle employé à un travail moteur, d'une durée déterminée, doit augmenter l'échauffement et l'accroître proportionnellement au nombre de ces excitations. Je me suis attaché à cette recherche dans les expériences suivantes :

c. *Influence qu'exerce sur l'échauffement musculaire le nombre des mouvements accomplis par un muscle en contraction dynamique.* — Les renseignements propres à résoudre cette question ont été recueillis dans deux séries d'expériences dont je vais faire connaître les résultats.

1° *Comparaison de l'échauffement du muscle biceps, également raccourci par la contraction, pendant le même temps, d'une part dans le cas de soutien fixe d'une charge, d'autre part quand il y a répétition inégale du soulèvement et de l'abaissement de la même charge.* — Pour simplifier, le soutien fixe n'a été exécuté que dans la position de raccourcissement maximum + 20° ; les soulèvements et les abaissements alternatifs de la charge, au nombre de 1 et de 6, ont eu lieu entre — 40° et + 20°. Charge : 3^{kg}. Durée de la contraction : deux minutes ; par conséquent, les soulèvements et les abaissements duraient chacun soixante secondes ou dix secondes seulement, suivant le nombre des mouvements. Les chiffres de l'échauffement ont donné les moyennes suivantes :

	Échauffement.
Soutien fixe à + 20°	0°,160
1 soulèvement et un abaissement entre —40° et + 20°.	0°,105
6 soulèvements et 6 abaissements entre — 40° et + 20°.	0°,155

Ainsi la multiplication, même faible, des mouvements augmente très sensiblement l'échauffement.

2° *Comparaison de l'échauffement dans le cas où le nombre des mouvements affecte trois valeurs différentes.* — Dans ces nouvelles expériences, on a choisi les nombres 4, 24, 120 mouvements de va-et-vient, accomplis en deux minutes, avec entraînement d'un poids de 3^{kg} entre — 20° et + 20° et entre + 20° et — 20°. Ces nombres 4, 24, 120 permettent de donner à chacun des mouvements une durée facile à réaliser, parce qu'elle répond à une division régulière du cadran à secondes.

Ainsi, avec	4 va-et-vient,	la durée	de chacun	est de 30	secondes.
—	24	—	—	5	—
—	120	—	—	1	—

Résultats moyens, au point de vue de l'échauffement :

				Échauffement
4 soulèvements	et	4 abaissements	....	0°,125
24	—	24	—	0°.170
120	—	120	—	0°.310

Voilà donc une nouvelle démonstration très nette de l'augmentation de l'échauffement avec l'accroissement du nombre des mouvements accomplis par le muscle, toutes les autres conditions restant égales d'ailleurs. Et, en effet, dans aucun des cas comparés, le muscle ne fait de travail mécanique proprement dit, à cause de la neutralisation réciproque du soulèvement et de l'abaissement de la charge ; le travail de l'organe est exclusivement intérieur. De plus, la force élastique créée par la contraction musculaire reste en jeu pendant le même

temps. Enfin, le muscle agissant constamment sur la même charge, avec les mêmes degrés de raccourcissement, cette force élastique présente toujours la même valeur absolue. En un mot, il n'y a que les excitations provocatrices de la création de l'élasticité musculaire qui ne soient pas identiques. Elles varient en nombre dans la proportion de 1 à 6 et à 30.

L'échauffement, indice de l'énergie mise en œuvre par ce travail physiologique des plaques nerveuses terminales, varie-t-il dans la même proportion? Pour résoudre cette question, il faudrait connaître la valeur exacte de l'énergie consacrée à la création même de la force élastique du muscle. On déduirait cette valeur de l'énergie totale représentée par l'échauffement constaté; la différence ou le reste donnerait la valeur de l'énergie employée au travail des plaques motrices terminales. Malheureusement, il n'est pas possible de connaître exactement la part d'énergie dépensée par l'activité propre du tissu musculaire. On peut, il est vrai, faire des suppositions qui ont quelques chances de ne pas trop s'éloigner de la réalité. Ainsi, le chiffre 0°,120 représente peut-être la valeur de l'échauffement déterminé par la création même de l'élasticité musculaire. Si l'on adoptait ce chiffre, il resterait, dans les trois cas étudiés, pour la part d'échauffement revenant au travail physiologiques des plaques terminales :

Avec les	4 mouvements	....	0°,005
—	24 —	....	0°,050
—	120 —	....	0°,190

Il est facile de voir que la proportion n'est pas exacte

entre le nombre des excitations et la valeur de l'échauffement corrélatif. Pour que l'exactitude de ce rapport fût réalisée, il faudrait qu'aux chiffres 0°,005, 0°,050, 0°,190, on pût substituer les nombres 0°,005, 0°,030 et 0°,150 ou d'autres nombres proportionnels à ces derniers. On pourrait certainement approcher assez près, en changeant la valeur arbitrairement attribuée à la participation du travail intérieur du tissu propre du muscle à l'échauffement général. Mais il est bien inutile de tâtonner ainsi dans les ténèbres. Le sens général des résultats obtenus dans les présentes recherches est assez clair. Nous ne pouvons tirer des expériences la démonstration d'une proportionnalité suffisamment approximative entre le travail présumé des plaques motrices terminales et l'échauffement qui en résulte, ou l'énergie qu'il dépense ; mais au moins est-il bien démontré, par ces expériences, que *l'échauffement manifeste une tendance très marquée à s'élever avec le nombre des mouvements de raccourcissement et d'allongement qu'exécute le muscle, c'est-à-dire avec la multiplication des excitations qui provoquent ces mouvements, autrement dit avec le travail physiologique des plaques motrices terminales.*

Il est important de faire remarquer que l'échauffement, quand le nombre des mouvements est considérable, peut atteindre et dépasser même très notablement celui qui résulte du soutien fixe de la charge avec le raccourcissement maximum du muscle. Ce résultat est en concordance avec celui qui a été obtenu par A. Fick, au cours de ses recherches sur la production de chaleur

pendant la contraction musculaire (1). Il a eu l'occasion de comparer l'échauffement déterminé dans le même muscle par une tétanisation complète d'une certaine durée, ou par une série de secousses se succédant dans le même temps. L'échauffement s'est montré supérieur dans ce dernier cas.

Mais mes expériences ne s'accordent guère avec les expériences analogues de J. Béclard. Je ne saurais m'expliquer actuellement comment ce physiologiste distingué a pu constater que le biceps, chez l'homme, s'échauffe exactement de la même manière en faisant du travail moteur avec des oscillations nombreuses, entre deux raccurcissements extrêmes déterminés, ou du travail de soutien dans un état de raccourcissement fixe d'une valeur intermédiaire. Il me paraît impossible d'obtenir, dans ce dernier cas, quelles que soient les conditions dans lesquelles on se place, autre chose qu'un échauffement moindre que dans le premier. Cette difficulté sera examinée de nouveau ci-après.

En terminant, qu'il me soit permis de dire que j'aurais désiré ne pas soulever encore cette question. Je n'ai pas eu le temps de l'étudier aussi complètement que je l'aurais désiré, et les chiffres donnés ci-dessus comme résultats moyens de mes recherches ne représentent qu'un trop petit nombre d'expériences. La question soulevée ainsi prématurément m'apparaît comme un impedimentum. Si je m'en suis embarrassé, c'est

(1) *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Zusammenziehung des Muskels. — Aus Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Fetsgabe Karl Ludwig zum* 15. October 1874 gewidmet von seinen Schülern.

en raison de la nécessité où je vais me trouver de discuter, dans le chapitre suivant, les expériences de J. Béclard. En tout cas, cette question, reléguée comme elle l'est ici dans un article à part, pourra être laissée de côté, sans dommage pour les conclusions fondamentales qu'attend la thermodynamique musculaire.

CHAPITRE III

DES MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LE TRAVAIL MÉCANIQUE AUX MANIFESTATIONS CALORIQUES DE L'ÉNERGIE QUI ENGENDRE L'ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION. — EXAMEN CRITIQUE DES EXPÉRIENCES DES AUTEURS.

Dans les études qui précèdent, les déterminations expérimentales, sur l'énergie mise en œuvre par le travail, s'appliquent exclusivement à la démonstration de la symétrie qui existe entre les variations de l'*élasticité musculaire totale* et celles de l'*énergie totale* corrélative de la création de cette élasticité. S'il s'agit de *travail statique*, cette énergie se retrouve tout entière dans la chaleur sensible dont la production accompagne toujours la mise en jeu de l'activité du muscle. S'il s'agit de *travail négatif*, à cette chaleur sensible, qui a sa source et son équivalent dans l'énergie chimique originelle, s'ajoute la chaleur que représente le travail mécanique détruit par la descente de la charge. S'il s'agit de *travail positif*, l'énergie créatrice ne se disperse pas totalement en chaleur résiduelle ; une portion passe et s'emmagasine dans le travail mécanique extérieur. Les considérations théoriques que nous avons exposées démontrent que les choses ne peuvent se passer autrement. Et ces considérations avaient reçu, dès 1856, des recherches

calorimétriques de Hirn, un commencement de consécration expérimentale.

Toutefois, est-il nécessaire de rechercher si, dans les conditions où j'ai étudié l'élasticité de contraction et l'énergie d'où elle dérive, les faits sont d'accord avec la théorie pour prouver que le travail positif absorbe de l'énergie et que le travail négatif en restitue. Or, cette recherche a été tentée pour la première fois dans les expériences de J. Béclard, qui vont être examinées.

a. *Expériences de J. Béclard sur l'homme.* — Le principe de la méthode de J. Béclard repose sur la comparaison de l'échauffement qui survient dans un muscle quand on lui fait faire tantôt du travail statique, tantôt du travail positif ou du travail négatif de valeur *équivalente* (on verra plus loin que cette qualification peut être employée dans le présent cas). Si le travail positif absorbe de l'énergie, l'échauffement qu'il produit doit être moindre que celui qui résulte du travail statique. L'échauffement doit être plus grand, au contraire, quand il y a travail négatif, s'il est vrai que ce travail restitue une quantité de chaleur équivalente au travail positif détruit dans la descente de la charge. On prévoit les objections auxquelles prête cette manière un peu trop simplifiée de poser le problème à résoudre.

Pour faire sa comparaison, J. Béclard s'est servi de son muscle biceps brachial, auquel il faisait soutenir, soulever ou descendre un poids, par l'intermédiaire de l'avant-bras. Il a commencé par déterminer, sur une règle destinée à mesurer les excursions de la charge, un

point *m*, représentant la hauteur à laquelle cette charge est soutenue pendant le travail statique, puis deux autres points équidistants *i* et *s*, l'un situé à 8 centimètres au-dessus du premier, l'autre à 8 centimètres au-dessous. C'est entre ces deux points que la charge oscillait quand le muscle la soulevait pour faire du travail mécanique. « De cette manière, dit J. Béclard, l'effort musculaire exercé par la contraction d'équilibre est exactement la moyenne des efforts musculaires calculés en deux points symétriques, pris de chaque côté du point d'équilibre. » Donc, en donnant, par des artifices expérimentaux convenables (1), la même durée à la contraction de soutien et à la contraction dynamique, on se trouve dans les conditions voulues pour comparer l'échauffement qui survient dans les deux cas.

Voilà, très résumé, le raisonnement de J. Béclard. Il n'est pas difficile d'en voir les côtés faibles. C'est, en effet, un raisonnement tout empirique, fruste, auquel ne prépare aucune démonstration préalable. Dire, par exemple, que « l'effort musculaire exercé par la contraction d'équilibre est exactement la moyenne des efforts musculaires, calculés en deux points symétriques pris de chaque côté du point d'équilibre », c'est faire une pétition de principe. Il manquait à cette proposition d'être démontrée.

Elle est pourtant exacte. Notre étude de l'élasticité de contraction a prouvé que la force élastique totale

(1) Voir le mémoire de J. Béclard : *De la contraction musculaire dans ses rapports avec la température animale* (*Archives générales de médecine*, 1861).

du muscle croît régulièrement avec le raccourcissement musculaire; il est clair alors que, cette force élastique étant 1 avec un certain degré de raccourcissement, 2 avec un autre, sera nécessairement 3 avec un troisième de même valeur que ce dernier. De plus, l'expérience a démontré que l'énergie corrélative (mesurée par l'échauffement) suit exactement la même progression. Donc, la position 2 est bien la moyenne entre les positions 1 et 3. Une charge soutenue dans cette position 2 produira un échauffement, dont la valeur sera exactement intermédiaire entre celles des échauffements qui se manifestent dans les positions 1 et 3. Ajoutons enfin qu'il a été parfaitement établi qu'en s'élevant de la position 1 à la position 3, pour faire du travail positif, la charge provoque la mise en œuvre de la même quantité d'énergie que si le muscle soutient cette charge, pendant le même temps, dans la position 2. C'est le cas de consulter de nouveau les schémas qui présentent ces démonstrations sous forme géométrique. Il résulte de ces démonstrations que le travail statique et le travail positif, dans les conditions des expériences de J. Béclard, sont bien, en effet, équivalents, en ce sens que l'un et l'autre répondent à la même force élastique créée par la même quantité de force vive.

En principe, les expériences de J. Béclard semblent donc faites d'après une méthode plausible. C'est leur mérite : le seul qui leur reste, car la méthode pût-elle donner ce qu'on lui demandait — la question sera examinée plus loin — que la manière dont cette méthode a

été appliquée par J. Béclard enlevait toute possibilité d'arriver à de bons résultats.

J. Béclard, en effet, n'a tenu aucun compte du nombre des contractions statiques et dynamiques qu'il comparait entre elles. Il s'est seulement préoccupé d'assurer l'égalité dans la durée totale de l'activité du muscle. Ainsi, dans sa deuxième série d'expériences, le poids est soutenu pendant cinq minutes au point *m*, pour la détermination de l'échauffement statique, et, pour celle de l'échauffement dynamique correspondant, *sans travail mécanique*, le poids est, pendant le même temps, soumis à 100, 150 même 300 mouvements de va-et-vient entre le point *i* et le point *s*. Or, d'après les résultats que j'ai obtenus en étudiant l'influence du nombre des excitations qui provoquent la mise en tension élastique du muscle (page 172), les expériences instituées par J. Béclard, pour comparer la contraction statique et la contraction dynamique, ne répondent pas à ce but. Ces expériences ne sont pas comparables, la multiplicité des mouvements étant, par elle-même, dans le cas de contraction dynamique, une cause d'échauffement qui agit avec une certaine intensité.

Pourtant les résultats annoncés par J. Béclard sont en accord avec ceux que la théorie permet de prévoir, pour des expériences instituées dans des conditions se prêtant à une comparaison exacte. Il avance, en effet, que ses expériences comparatives ont dénoté, dans tous les cas, l'égalité dans l'échauffement musculaire. Que faut-il en penser? Ce n'est pas sans quelque embarras que je donnerai mon avis. Je dois pourtant dire sans hésitation

que cette égalité me semble impossible. En répétant les expériences de J. Béclard, j'ai toujours constaté, avec la contraction dynamique, un échauffement très notablement supérieur à celui qu'entraîne la contraction statique.

Je dois me prononcer avec la même netteté contre l'exactitude des résultats des expériences de la première série, celles dans lesquelles J. Béclard a comparé la la contraction dynamique accomplissant un travail positif à la contraction statique correspondante. Il aurait vu que celle-ci échauffe le muscle plus que celle-là; d'où la démonstration de l'absorption, par le travail extérieur, d'une partie de l'énergie mise en mouvement dans le muscle qui soulève une charge. Ce résultat des expériences comparatives de J. Béclard n'est guère plus vraisemblable que le précédent. La cause d'erreur qui vicie les expériences est, il est vrai, moins accentuée que tout à l'heure. En effet, la contraction statique n'a pas, comme dans ce dernier cas, duré cinq minutes sans interruption. Comme l'ensemble des contractions dynamiques n'avait qu'une durée de deux minutes et demie, le même temps étant consacré aux mouvements passifs qui abaissaient la charge après chaque soulèvement, la durée totale de la contraction statique a été réduite également à deux minutes et demie, par des temps de suspension du soutien. Il y en a eu de 15 à 30; ce qui fait que les excitations nerveuses du tissu musculaire se sont renouvelées de 15 à 30 fois pendant la phase de contraction statique. Mais pour la phase dynamique, les excitations ont été renouvelées 100, 150, jusqu'à 200 fois pen-

dant la durée de l'expérience. Les conditions d'une comparaison exacte manquent donc encore dans ce cas, et je considère comme inévitable la constatation d'un échauffement plus grand avec la contraction dynamique quand on opère comme l'a indiqué J. Béclard : résultat précisément inverse à celui qu'il annonce.

Que si maintenant on prend le cas de la contraction dynamique, avec travail négatif, comparée à la contraction statique correspondante, on retrouve exactement les mêmes défectuosités dans l'institution des expériences comparatives. Inutile de s'étendre sur ce point.

Il n'y a qu'une seule série des expériences de J. Béclard dans lesquelles les conditions d'une comparaison exacte se trouvent réalisées ; ce sont les expériences consacrées à la comparaison de l'échauffement dans le cas de travail positif et de travail négatif correspondant. Malheureusement J. Béclard ne les décrit pas. Elles sont à peine indiquées dans son mémoire. L'auteur se hâte de dire, du reste, qu'elles ne sauraient avoir de valeur qu'autant qu'on les « rapporterait à des expériences statiques de commune mesure ».

En résumé, les expériences de J. Béclard, inspirées par un principe que j'ai démontré être juste, ont été instituées dans des conditions défectueuses, incapables de se prêter à la manifestation des effets cherchés par l'expérimentateur. Il dit pourtant les avoir observés, à savoir : 1° l'égalité de l'échauffement, dans le cas de contraction statique et de contraction dynamique correspondante, lorsque celle-ci détruit elle-même son travail mécanique ; 2° un échauffement moindre avec la con-

traction dynamique produisant du travail positif; 3° un échauffement supérieur avec cette même contraction dynamique si elle s'accompagne seulement de travail négatif. Je ne doute pas que J. Béclard, dans le cours de ses expériences, n'en ait rencontré quelques-unes où ces faits se soient manifestés avec plus ou moins de netteté, mais il en a certainement obtenus d'autres, beaucoup plus nombreux, ayant une signification inverse. Il s'est sans doute cru autorisé à ne tenir compte que de ceux qui concordaient avec les prévisions de la théorie. C'est une erreur. J. Béclard ignorait le véritable mécanisme de l'échauffement qu'il observait sur son biceps. S'il eût été renseigné sur le rôle que joue dans cet échauffement la suractivité de la circulation locale, il aurait compris qu'il est exposé à des perturbations, dont il faut savoir affaiblir l'influence, non seulement en multipliant les expériences, mais en tenant compte de toutes celles qui sont régulières, quels qu'en soient les résultats, et en confectionnant des moyennes avec l'ensemble de ces résultats.

Ce n'est pas ce qu'a fait J. Béclard. Dans la série consacrée à la comparaison de la contraction statique avec la contraction dynamique produisant du travail positif, il n'a pas fait moins de 82 expériences et il en éliminine 71! Sur la comparaison de la contraction dynamique exécutant alternativement du travail positif et du travail négatif, il dit avoir fait « un grand nombre » d'expériences, et il n'en utilise que 5! Enfin, à propos de l'influence du travail négatif sur l'échauffement, Béclard indique bien le sens dans lequel se sont pro-

noncés les résultats des expériences. Mais il n'en cite aucun, pas même ceux qui auraient pu être donnés par des expériences choisies.

Tout ceci n'enlève rien au mérite de J. Béclard d'avoir été, en cette circonstance, un initiateur, mais il faut savoir convenir que ce n'est pas lui qui a enrichi la science des solutions qu'il cherchait.

La méthode à laquelle il les a demandées pouvait-elle, du reste, les lui donner en étant bien appliquée? J'ai déjà dit qu'elle s'appuie sur un principe exact. Mais si ce principe est, en soi, irréprochable, il n'est pas démontré qu'on puisse l'utiliser sans y mêler rien d'étranger à la comparaison même du travail physiologique du tissu musculaire. Je renvoie à l'article qui a été consacré à l'étude de la participation *présumée* du travail des plaques motrices terminales des nerfs musculaires à l'échauffement provoqué par la contraction. On y verra, tant par les faits que par la discussion dont ils ont fait l'objet, qu'il ne suffit pas, peut-être, pour avoir une parfaite égalité des conditions expérimentales, de comparer une contraction statique *unique* avec une contraction dynamique également *unique*. Il n'est pas prouvé, en effet, que l'*excitation* des faisceaux musculaires par les organules nerveux terminaux consomme la même quantité d'énergie dans les deux cas. Quelques doutes au moins planent sur ce point. Il semble même, d'après les quelques expériences consacrées à l'étude de l'influence de la nature positive ou négative des excitations (Voir page 169) que la provocation de la contraction décroissante (travail négatif) dépense moins

d'énergie que celle de la contraction croissante (travail positif) et même que l'excitation de la contraction statique. D'où il résulterait que les comparaisons en question ne pourraient pas même se faire en employant la contraction unique.

Mais c'est là un sujet sur lequel je me garderai d'émettre en ce moment une opinion ferme, parce que les faits sur lesquels je pourrais l'appuyer ne sont pas assez nombreux. C'est pour remplir un cadre tracé à l'avance que j'ai publié les documents du susdit article 3, sur l'influence de la nature des excitations provocatrices de la contraction musculaire. Rien n'est plus délicat qu'une semblable étude. Elle n'a été qu'esquissée dans mon travail et reste pour ainsi dire tout entière à faire.

Il y a pourtant quelque chose qui est et restera solidement acquis; ce sont les résultats de l'étude de l'influence du nombre des excitations (page 172). Aucun doute n'existe dans mon esprit sur la valeur et la signification des expériences par lesquelles j'ai établi que la répétition des excitations est, en elle-même, une cause plus ou moins active d'échauffement. C'est pourquoi je répéterai que les expériences de J. Béclard, entachées de cette cause d'erreur, n'auraient pu en aucun cas résoudre les questions qu'il s'était posées.

b. *Expériences sur les muscles isolés de la grenouille.* — En Allemagne, on s'est attaché à chercher, dans les muscles isolés de la grenouille, les faits que J. Béclard n'avait pu réussir à établir sur l'espèce humaine. Dans ces nouvelles conditions, on ne pouvait guère s'occuper

d'autre chose que du travail positif. C'était beaucoup du reste. Heidenhain d'abord, puis Fick et ses élèves, ont cherché à démontrer que le travail positif absorbe de l'énergie. Heidenhain semble convenir lui-même que les faits, d'ailleurs si exacts, si précieux, qu'il a recueillis n'emportent pas nécessairement cette interprétation. Dans le laboratoire de Fick, on a été, sous ce rapport, plus heureux. On y a comparé l'échauffement musculaire quand l'énergie contenue dans le travail mécanique est ou n'est pas restituée au muscle qui exécute le travail; c'est-à-dire quand la charge soulevée retombe librement en tendant le muscle et quand, au contraire, elle reste soulevée, ou bien retombe sans être arrêtée dans sa chute par le muscle lui-même. Il est certain que l'absorption d'énergie par le travail extérieur ressort très nettement de toutes les expériences comparatives exécutées dans ces conditions. Les résultats ont eu constamment cette signification, quel que fût le procédé employé pour soustraire le muscle à la restitution de l'énergie qu'il cède au travail extérieur. C'est ce qui se constate dans les expériences faites à l'aide du collecteur de travail de Fick, soit par lui-même (1), soit par Karl Harteneck avec sa collaboration (2) et dans celles que B. Danilewski a ingénieusement instituées pour faire supporter la chute de la charge tantôt par le muscle, tantôt

(1) *Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung. — Aus Untersuchungen aus den physiologischen Laboratorium der Züricher Hochschule. Herausgegeben von A. Fick.* Wien bei Braumüller, 1869, n° 1.

(2) *Pfluger's Archiv für gesammte Physiologie*, Bd. 16, 1878. — *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung.*

par un fil de caoutchouc (1). On y pourrait joindre aussi les expériences de M. Blix (2) dont j'aurai à dire quelques mots plus loin.

Toutes ces contributions à l'étude de ce point spécial de la thermodynamique musculaire sont intéressantes. Il est inutile d'y insister, puisqu'elles sont universellement connues et acceptées.

c. *Expériences sur les muscles de mammifères vivants.* — J'ai fait moi-même, avec la collaboration de M. Kaufmann (3), des expériences ayant pour but de s'assurer si les muscles qui se contractent spontanément, pour accomplir une fonction régulière et normale, cèdent au travail extérieur une partie de l'énergie mise en œuvre par la contraction. Dans ces expériences, d'un caractère tout particulier, on a utilisé l'entraînement synergique des muscles appartenant à un même groupe fonctionnel. Grâce à cette synergie, il est bien difficile de les empêcher de se contracter énergiquement et régulièrement,

(1) *Pfluger's Archiv.*, Bd. 21, 1880. — *Thermodynamische Untersuchungen am Muskel.*

(2) *Zeitschrift für Biologie*, Bd. 21, N. F. III. — *Zur Belauchtungder Frage, ob Wärme bei der Muskelkontraktion sich in mechanische Arbeit umsetze.*

Les divers travaux exécutés sur la thermodynamique musculaire dans les laboratoires de A. Fick et publiés dans divers recueils viennent, au grand avantage de ceux que ces recherches intéressent, d'être réunis en un volume : *Myothermische Untersuchungen aus den physiologischen Laboratorien zu Zurich und Würzburg*, etc. Wiesbaden, Bergmann, 1889.

(3) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CV. — *De la quantité de chaleur produite par les muscles qui fonctionnent utilement dans les conditions physiologiques de l'état normal.*

pendant l'accomplissement de la fonction à laquelle le groupe est préposé. L'effet de cette synergie s'observe encore même quand, par la section de son insertion mobile, un muscle est mis dans le cas d'agir *à vide* et de ne produire aucun effet utile. Il peut arriver alors que le travail chimique, source de l'énergie, ne soit pas sensiblement modifié, et cependant l'échauffement que subit le muscle est sensiblement supérieur à celui qu'il éprouve quand il se contracte en accomplissant son travail extérieur normal. Ces expériences, pour la démonstration de l'absorption d'une partie de l'énergie créatrice de la contraction musculaire par le travail extérieur, dans les conditions de la vie physiologique, empruntent à leur originalité leur principal intérêt. Il n'est besoin, pour le moment, que de les signaler, purement et simplement, comme je l'ai fait pour les expériences exécutées sur les muscles de la grenouille.

d. *Programme des expériences à faire, sur l'homme, pour la détermination des modifications que le travail mécanique introduit dans l'échauffement musculaire.* — De ce que les expériences de J. Béclard, sur l'espèce humaine, n'ont pas répondu à l'attente des physiologistes, s'ensuit-il qu'il faille renoncer à toute nouvelle tentative pour démontrer, sur l'homme physiologique, l'absorption d'énergie par le travail positif et la restitution d'énergie par le travail négatif? Au moins, faut-il, avant d'abandonner la méthode, en essayer l'application en se plaçant dans les conditions d'égalité ci-devant indiquées, tant pour les comparaisons entre le cas du

travail statique et celui du travail mécanique, que pour celles dans lesquelles on met en présence les deux formes du travail mécanique, c'est-à-dire le travail positif et le travail négatif. Je me suis déjà demandé précédemment si la méthode ainsi appliquée permettrait d'aboutir à une solution, et j'ai laissé subsister, en guise de réponse, un grand point d'interrogation. Sans doute, il n'est pas possible de prévoir ce que donneraient les expériences consacrées à cette application correcte de la méthode, à cause de l'incertitude dans laquelle on se trouve encore au sujet de la dépense d'énergie qu'entraîne, dans les différents cas, l'entrée en activité des agents excitateurs de la contraction musculaire. Mais le sujet vaut la peine qu'on s'en assure. Le temps m'a manqué pour exécuter cette étude conformément au programme que je m'étais tracé. Je ne suis en mesure de donner actuellement guère plus que ce programme. Il ne sera peut-être pas sans utilité de le faire connaître.

Expériences à faire sur le biceps pour comparer l'échauffement dû à la contraction statique et à la contraction dynamique correspondante, tantôt positive, tantôt négative. — Deux procédés sont à signaler pour ces expériences.

On pourrait d'abord tenter d'imiter la manière de J. Béclard, mais avec répétition égale des excitations volontaires provoquant les deux sortes de travail musculaire qui doivent être comparées, c'est-à-dire en faisant cesser et en reproduisant la contraction statique autant

de fois que se répète le mouvement qui élève ou abaisse le poids dans l'exécution de la contraction dynamique. Mais il est certain qu'il doit être difficile d'y réussir correctement.

Le mieux est, sans doute, d'agir dans les deux cas avec la contraction unique. Par exemple, on comparerait l'échauffement de la contraction statique, avec charge soutenue pendant une minute, dans deux positions différentes de l'avant-bras, à celui qui résulte d'une seule contraction dynamique faisant mouvoir la même charge, dans le même temps, entre lesdites positions, soit de bas en haut, soit de haut en bas. Ce serait, comme on le voit, purement et simplement, la reproduction exacte des expériences décrites ci-devant à l'article 3 du dernier chapitre (page 168). Répétées un grand nombre de fois, elles donneraient peut-être, sur la question, des renseignements plus significatifs que ceux que j'en ai déjà obtenus. Il est à craindre toutefois que le travail mécanique accompli soit, avec ce procédé, beaucoup trop minime pour traduire son influence sur l'échauffement, soit dans le sens de la soustraction, soit dans celui de l'addition de chaleur. Pour pallier autant que possible cet inconvénient présumé, il faudrait donner à la charge la valeur la plus grande possible. Mais il serait difficile de dépasser de beaucoup six kilogrammes, avec l'armature dont je me sers habituellement, qui place le point d'application de la charge à trois centimètres environ en avant des articulations métacarpo-phalangiennes.

Expériences faites dans le but spécial de comparer

l'échauffement des muscles de l'homme, qui élève ou descend son propre poids. — Les expériences sur le biceps, dont je viens d'indiquer le programme, auraient surtout de l'intérêt au point de vue du travail négatif. En ce qui regarde le travail positif, on sait déjà, d'après l'expérience, à quoi s'en tenir sur l'absorption d'énergie qu'il entraîne. Nous sommes loin de cette certitude expérimentale avec le travail négatif. La littérature physiologique est, du reste, sur ce point, d'une rare pauvreté. C'est exclusivement aux mémoires de Hirn et à celui de J. Béclard qu'il faut s'adresser. Or les expériences de Hirn, si démostratives à l'égard du travail positif, ne contiennent pas réellement les enseignements que l'auteur a cru y voir, au sujet du travail négatif, car les résultats signalés sont contradictoires. Quant aux expériences de J. Béclard, on sait maintenant ce qu'il en faut penser, et combien est justifiée la défiance instinctive avec laquelle, dès le premier moment, ces expériences ont été accueillies.

Cette défiance était, du reste, entretenue par la contradiction très nette qui existe entre les résultats annoncés par J. Béclard, d'après ses expériences sur son muscle biceps, et ceux que l'on constate sur l'homme qui élève ou abaisse son propre poids. Je connais un nombre très respectable d'expériences dans lesquelles les sujets ont cherché ce qu'il advient de la température du corps quand celui-ci se déplace, en montant ou en descendant, soit des escaliers, soit des pentes plus ou moins rapides. La descente détermine toujours moins d'échauffement que l'ascension. Mais il ne faut pas perdre de vue

ce point important que, pendant la descente, la force élastique des musles n'est jamais appelée à équilibrer complètement le poids du corps. A chaque pas, celui-ci éprouve une chute, arrêtée par la rencontre du pied avec le sol, tout autant que par la résistance des organes contractiles qui s'opposent à la flexion des rayons osseux du membre abdominal. D'une part, l'activité musculaire est moindre quand il y a descente; d'autre part, le travail détruit par les chutes se retrouve dans la chaleur sensible cédée au sol à son point de contact avec le pied, aussi bien que dans celle qui détermine l'échauffement musculaire.

Voilà la vraie cause qui fait qu'on ne peut, au point de vue thermodynamique, comparer l'ascension et la descente, telles qu'elles s'exécutent dans les conditions habituelles. Ce sont bien les mêmes puissances musculaires qui interviennent dans les deux cas, particulièrement le triceps crural; mais ces puissances musculaires ne fonctionnent point de la même manière. A la montée, le triceps ne peut se soustraire, si peu qu'on l'imagine, au travail qui lui incombe. A la descente, il cesse de soutenir le corps ausssitôt que la chute en peut être opérée sans inconvénient.

Mais il est possible — je ne dis pas facile — d'exécuter l'ascension et la descente, en faisant accomplir le même travail intérieur aux muscles extenseurs, chargés d'équilibrer le poids du corps pendant son soulèvement ou son abaissement. Les deux mouvements sont alors exactement comparables, toutes réserves faites sur la manière de travailler des terminaisons nerveuses musculaires.

Il est donc facile de s'assurer si, dans ces expériences, le travail négatif échauffe, plus que le travail positif, les organes musculaires qui jouent le rôle actif.

Deux méthodes peuvent être employées dans ces expériences, qu'on ne peut exécuter qu'en ayant recours à la montée et à la descente d'un escalier.

Première méthode. — Elle consiste à prendre directement la température des muscles qui sont employés au soutien du corps à la montée et à la descente. On se sert pour cela du thermomètre, appliqué, suivant les procédés habituels, sur la partie moyenne du muscle droit antérieur de la cuisse.

Pour accumuler dans le muscle en question la plus grande somme possible de l'énergie mise en œuvre par le travail d'ascension ou de descente, on exécute les deux mouvements en s'aidant du seul membre qui porte le thermomètre, l'autre restant en quelque sorte passif. Cette utilisation d'un membre unique a, du reste, un autre avantage, c'est de permettre plus facilement le dressage des organes au mécanisme suivant lequel ils doivent agir, pour égaliser la force élastique musculaire qui exécute les deux mouvements d'ascension et de descente.

Ces deux mouvements doivent être accomplis d'une manière absolument symétrique. Pour cela, il est nécessaire que le corps garde exactement la même position d'ensemble. Ainsi, la montée s'exécute par une marche en avant; la descente, par une marche en arrière. C'est le seul moyen de donner à l'action musculaire l'égalité, parfaitement symétrique, indispensable à la comparaison des deux mouvements.

Si c'est le membre droit qui remplit le rôle actif, voici comment les choses doivent se passer : Le pied se pose sur la marche supérieure, le corps étant convenablement incliné en avant; le pied gauche reste sur la marche inférieure, la pointe très légèrement relevée. Alors le triceps crural du côté droit est mis en contraction graduelle jusqu'à ce que l'extension des articulations du genou et de la hanche soit complète; le pied gauche est ainsi amené au niveau de l'autre, sur la marche supérieure, sans avoir participé en rien au soulèvement du corps, si le dressage du membre a été suffisant pour l'habituer à s'abstenir de tout mouvement d'extension du pied. Il faut, en effet, que celui-ci quitte la marche inférieure tout d'une pièce, soulevé, avec le reste du corps, par la contraction des muscles du membre droit. De cette manière, il n'y a que ces derniers muscles qui concourent à l'extension.

Pour la descente, les choses se passent exactement de la même manière, mais en sens inverse. Le pied gauche, tenu en dehors de la marche supérieure, au-dessus de l'inférieure, est amené graduellement au contact de celle-ci, par la décontraction graduelle et régulière des extenseurs du membre droit. Il faut avoir soin, dans ce cas encore, que la pointe du pied gauche soit légèrement relevée, pour que la rencontre avec la marche inférieure ait lieu par le talon. C'est seulement quand cette rencontre s'est effectuée que le triceps du membre droit cesse de se contracter et que ce membre est amené à son tour sur la marche inférieure.

Une autre condition est encore nécessaire pour obtenir

la symétrie parfaite du fonctionnement du triceps à la montée et à la descente, c'est la durée égale des deux mouvements. Je me suis exercé à faire un pas par cinq secondes, dont trois sont consacrées au soutien du corps pendant sa suspension et deux à l'appui simultané des deux pieds.

Ce n'est qu'avec de l'exercice qu'on parvient à donner à ses muscles l'éducation convenable pour les mettre à même de fonctionner d'une manière satisfaisante dans ces conditions. Les expériences analogues faites antérieurement ne les ont probablement jamais réalisées. C'est à quoi l'on pense quand on compare les résultats obtenus par Hirn et qu'on voit le travail négatif des divers sujets sur lesquels il a expérimenté rendre tantôt plus, tantôt moins de chaleur que le travail positif (1).

Si l'expérience de l'escalier alternativement monté et descendu n'est pas précisément une expérience facile à réaliser, dans les conditions d'exactitude rigoureuse qu'elle exige, c'est, en tout cas, une expérience fort simple, à la portée de tout le monde.

Comme instrumentation, il suffit du thermomètre divisé en 50mes de degré centigrade, permettant d'apprécier des différences de température de 1/100 de degré. L'instrument est facilement appliqué, au moyen du bandage ouaté, sur la surface du muscle droit antérieur de la cuisse ; et, pour l'y maintenir, on relie le bandage à une ceinture, avec un morceau de bande de flanelle. La tige du thermomètre se loge facilement sous le caleçon

(1) *Revue scientifique*, 1887, t. I, p. 713.

et le pantalon, le long de la cuisse. Pour en lire les indications, on se place dans un fauteuil un peu élevé, la jambe reposant étendue sur un tabouret bas. Le vêtement est alors ouvert et, en s'aidant d'une loupe, il est facile de déterminer la température accusée par la colonne de mercure, tant avant qu'après le travail.

L'escalier qui m'a servi pour mes essais, sur la recherche des meilleures conditions expérimentales, se compose de trois rampes, ayant, dans leur ensemble, un total de 58 marches. La dénivellation entre la première et la dernière est de 9m,50 à peu près; comme je pèse 116 kilogrammes, c'est un travail mécanique de 1,100 kilogrammètres environ que j'accomplissais à chaque ascension ou que je détruisais à chaque descente. L'ascension et la descente, avec les parcours à plat sur les paliers, avaient une même durée de 5 minutes, l'une et l'autre.

Ce faible travail suffit à déterminer, dans le triceps, une surélévation de température qui se communique à travers la peau au réservoir du thermomètre. Mais, de même que dans toutes les autres expériences de ce genre, pour que cette indication thermométrique puisse être considérée comme exacte, il faut s'être prémuni contre toutes les causes capables de modifier accidentellement la chaleur du corps et, surtout, s'être mis en possession d'une bonne température-étalon de l'état de repos.

Il faut encore autre chose : se dresser assez bien pour réaliser parfaitement l'égalité des conditions dans les expériences comparatives.

Au début, je donnais toujours au soutien du corps

une durée plus longue à la descente qu'à la montée. Pour éviter la chute sur la marche inférieure de l'escalier, je m'exposais à un inconvénient ayant un effet opposé : je prolongeais trop l'action du triceps. Ce n'est guère que dans mes derniers essais que je suis arrivé à une suffisante égalité du soutien. dans chaque pas d'ascension ou de descente. Et comme alors j'ai été forcé d'interrompre ces recherches, je ne me trouve pas encore en état de dire si, dans ces conditions expérimentales, le travail négatif échauffe plus ou moins que le travail positif correspondant.

Deuxième méthode. — Au lieu de prendre une température locale, à travers la peau, au niveau du muscle droit antérieur de la cuisse, on pourrait mesurer l'échauffement général du corps, d'après les indications d'un thermomètre à maxima placé dans le rectum. Mais il faudrait faire faire au sujet une plus grande somme de travail, pour obtenir des différences de température suffisamment appréciables. On n'aurait plus à s'astreindre alors à ne faire agir qu'un seul membre dans l'acte du soutien du corps à la montée et à la descente. Les deux membres agiraient alternativement, mais toujours avec la même symétrie et la même régularité, tantôt d'arrière en avant et de bas en haut (ascension), tantôt d'avant en arrière et de haut en bas (descente).

Je n'ai pas encore pu faire l'expérience dans ces conditions de parfaite symétrie. Mais je pense qu'elle est de nature à donner de bons résultats, si j'en juge par une expérience faite autrefois par moi, dans un grand établissement pourvu d'un ascenseur. Grâce à l'ascen-

seur, on peut répéter plusieurs fois de suite les mouvements d'ascension ou de descente et en additionner les effets calorifiques. Je n'étais pas alors fixé sur le meilleur moyen d'obtenir la symétrie parfaite de l'action des muscles dans les deux sortes de mouvements. La descente n'a pas été faite à reculons; mais je me suis efforcé de réaliser — et je crois y avoir réussi dans une certaine mesure — les trois principales indications du succès de l'expérience : 1° éviter à la descente les rencontres brusques du pied avec le plan de la marche inférieure de l'escalier; 2° consacrer le même temps, partant le même effort musculaire, au soutien du corps dans chaque mouvement partiel de l'ascension et de la descente; 3° accomplir le mouvement avec régularité.

La double expérience de la montée et de la descente a été exécutée en deux fois : celle-ci un jour, celle-là le lendemain, toutes deux à la même heure matinale, par un beau temps d'été, la température extérieure étant la même à quelques dixièmes de degré près.

Je couchais dans une chambre placée près du sommet de l'escalier et de l'ascenseur. Aussitôt levé et habillé, je prenais la température-étalon de l'état de repos; puis je replaçais le thermomètre — un instrument médical ordinaire donnant les dixièmes de degré — et j'attendais quelques minutes avant de gagner, soit l'escalier, soit l'ascenseur, pour commencer l'expérience de descente ou d'ascension. Le travail terminé, je rentrais dans ma chambre et, après dix minutes de repos absolu sur mon lit, je retirais le thermomètre et j'en lisais

les indications. Voici les résultats qu'il m'a fait connaître :

	Température avant travail.	Température après travail.	Échauffement dû au travail.
Travail positif...	37°,3 (faible)	37°,7	0°,4 (fort)
— négatif..	37°,5	38° (faible)	0°,5 (faible)

Donc le travail négatif a produit un échauffement un peu plus fort que le travail positif. Ce résultat est-il l'expression de la réalité? Je me garderais bien d'y attacher plus d'importance que n'en mérite la conclusion d'une expérience unique, et d'une expérience unique dont les conditions ne sont pas irréprochables. Elle est à répéter dans des conditions qui permettront de comparer avec plus d'exactitude encore le travail de montée et le travail de descente. C'est ce que je me propose de faire ou de faire faire par mes élèves; et je ne me prononcerai qu'après que les expériences auront été répétées très souvent, pour donner une base sérieuse aux moyennes des résultats.

e. *Conclusions.* — En résumé :

1° Il n'est pas certain qu'avec la méthode de J. Béclard, même correctement appliquée, on puisse démontrer que le travail positif absorbe de l'énergie et que le travail négatif en restitue.

2° Les démonstrations de Hirn, sur l'absorption d'énergie par le travail positif, ont été confirmées, pour la première fois, d'une manière nette et précise, par les expériences de A. Fick sur les muscles isolés de grenouille.

3° Les considérations tirées de l'étude du mouvement énergétique, dans le muscle en contraction, plaident dans

le sens de la restitution d'énergie, sous forme de chaleur sensible, par le travail négatif de moteurs animés. Elles confirment ainsi les données de la thermodynamique générale. Mais la démonstration directe de cette restitution reste tout entière à faire.

Toutefois, si l'on voulait représenter en formules la valeur comparative des manifestations thermiques de l'énergie, dans les trois cas de travail statique, travail positif, travail négatif, supposés équivalents ou correspondants, on reste suffisamment autorisé à le faire conformément aux errements suivis jusqu'à ce jour. Je donnerais à ces formules la contexture suivante :

1° *Contraction statique.*

Travail chimique = { Travail physiologique ou Création de force élastique } = Chaleur sensible.

2° *Contraction dynamique avec travail positif.*

Travail chimique = { Travail physiologique ou Création de force élastique } = Chaleur sensible + travail mécanique.

3° *Contraction dynamique avec travail négatif.*

Travail chimique = { Travail physiologique ou Création de force élastique } = Chaleur sensible — Travail mécanique.

CHAPITRE IV

RAPPORT DU TRAVAIL MÉCANIQUE A L'ÉNERGIE DÉPENSÉE PAR LE MUSCLE POUR L'EXÉCUTION DE CE TRAVAIL

Au cours du chapitre précédent, on s'est attaché exclusivement à rappeler les démonstrations qui ont été faites ou tentées sur l'absorption ou l'apport d'énergie par le travail mécanique du muscle. Dans quelle proportion se font cette absorption ou cet apport?

Laissons de côté le cas du travail négatif, qui se résoudra tout seul par la suite, et examinons seulement la question du travail positif, la seule qui intéresse. Ce travail, nous le savons, dérive une partie de l'énergie consacrée à la création de la force élastique du muscle. Nous savons aussi que la valeur de cette partie d'énergie absorbée par le travail mécanique peut être fixée, en équivalence calorique, avec la plus grande précision, puisqu'elle est exactement égale au travail. Pouvons-nous déterminer avec la même précision le rapport de cette énergie dérivée à l'énergie totale? Ce rapport, c'est ce que Hirn avait appelé le rendement thermique, qui serait mieux désigné sous le nom de rendement mécanique de l'énergie dépensée par le muscle pour l'exécution du travail positif. Nul besoin d'insister pour montrer combien il importerait d'être fixé sur ce rapport, au

point de vue des applications pratiques, c'est-à-dire de l'utilisation des moteurs animés. Les tentatives pour arriver à ce résultat n'ont pas manqué. Mais on croyait la question beaucoup plus simple qu'elle n'est en réalité. On cherchait un chiffre qui exprimât la valeur du rapport à déterminer. C'est tout autrement que la question doit être envisagée. En effet, le rapport du travail mécanique produit à l'énergie dépensée s'affaiblit, nous le savons maintenant, du commencement à la fin du raccourcissement du muscle qui soulève une charge. Ce rapport a donc autant de valeurs diverses qu'on peut imaginer de phases dans le raccourcissement musculaire auquel il est indissolublement lié.

Développons ce point de vue.

§ 1er. — Exposition du sujet d'après les faits et les principes ci-devant exposés.

Il n'eût peut-être pas été inutile de parler d'abord du travail extérieur de forme statique accompli par un muscle qui est en voie de raccourcissement. Mais les considérations présentées au sujet de la création de l'élasticité dynamique ont suffisamment renseigné sur ce point, particulièrement sur le rapport du travail statique au travail intérieur, rapport qui s'identifie avec celui de l'élasticité effective à l'élasticité totale. Donc, malgré tout l'intérêt qui s'attache, en physiologie, au travail statique, nous pouvons le laisser entièrement de côté et ne nous attacher qu'au travail mécanique.

Un fait est et restera établi, c'est que, dans le cas de

travail positif, l'élasticité effective, qui équilibre la charge dans toutes les positions que le raccourcissement musculaire lui fait prendre, donne sa propre valeur, en équivalence thermique, au *travail de soutien à la montée*. Or, on peut imaginer une condition dans laquelle ce *travail de soutien* s'identifie avec le travail mécanique lui-même. Il suffit de supposer que le raccourcissement musculaire s'exécute avec une telle rapidité que le travail mécanique, mh, n'ait qu'une durée négligeable. Dans les phases successives de la contraction, prises chacune isolément, la valeur proportionnelle du travail mécanique et de l'énergie qu'il absorbe peut être représentée par m, c'est-à-dire par la charge, le facteur h qui multiplie celle-ci étant toujours le même, à tous les instants, en raison de l'uniformité du soulèvement. Inversement la charge ou l'élasticité effective, dans les représentations schématiques, peuvent être remplacées par l'unité de travail mécanique $\left(\frac{mh}{h}\right)$.

a. *Représentation schématique du rapport du travail mécanique à l'énergie totale dépensée par le muscle pour l'exécution de ce travail.* — Utilisons donc la substitution dont il vient d'être question pour montrer graphiquement comment il faut comprendre le rapport du travail mécanique à l'énergie dépensée. Cette nouvelle démonstration est peut-être superflue, mais elle aura l'avantage de rappeler, à l'aide d'un nouveau mode de représentation figurée, quelques-unes des propositions fondamentales qui servent d'introduction aux

propositions nouvelles que nous avons à développer.

Du schéma n° 9, nous avons tiré le schéma n° 12 que nous allons expliquer et analyser pour en extraire nos démonstrations.

On a cherché, d'une part, à comparer l'énergie mise en œuvre quand il y a *contraction statique* ou *contraction dynamique* avec *travail positif*, d'autre part, à analyser la marche des transformations de l'énergie dans ce dernier cas.

Dans cette double intention, on a supposé le cas d'un muscle qui *supporte* ou *soulève* une même charge de valeur 1, pendant un temps très court divisé en 10 phases de durée négligeable. De plus, on a attribué la valeur totale 9 au raccourcissement musculaire, qui détermine la hauteur à laquelle la charge est *soutenue* ou *soulevée*. Pendant l'exécution du travail positif, le raccourcissement du muscle ou le soulèvement de la charge passent donc successivement de la valeur 0 à la dite valeur 9. Ce passage est facile à apprécier, l'unité de

---

EXPLICATION DE LA FIGURE 12. — A, représentation de l'énergie quand une charge est soutenue à une hauteur donnée (travail statique) par le raccourcissement d'un muscle, en dix temps supposés de durée négligeable.

B, représentation de l'énergie quand la même charge est soulevée à la même hauteur dans le même temps négligeable (travail positif). Cette énergie se décompose comme il suit :

C, énergie rendue sous forme de chaleur sensible.

D, énergie rendue sous forme de travail extérieur.

NOTA. — Ces quatre graphiques sont complètement indépendants les uns des autres. On les a réunis dans le même quadrillé pour faciliter la comparaison des valeurs énergétiques qu'ils représentent : soit les valeurs totales exprimées par la hauteur à laquelle atteint chacune des quatres courbes ; soit les valeurs partielles répondant aux diverses phases du travail et figurées individuellement par la hauteur de chacun des rectangles dont se composent les courbes.

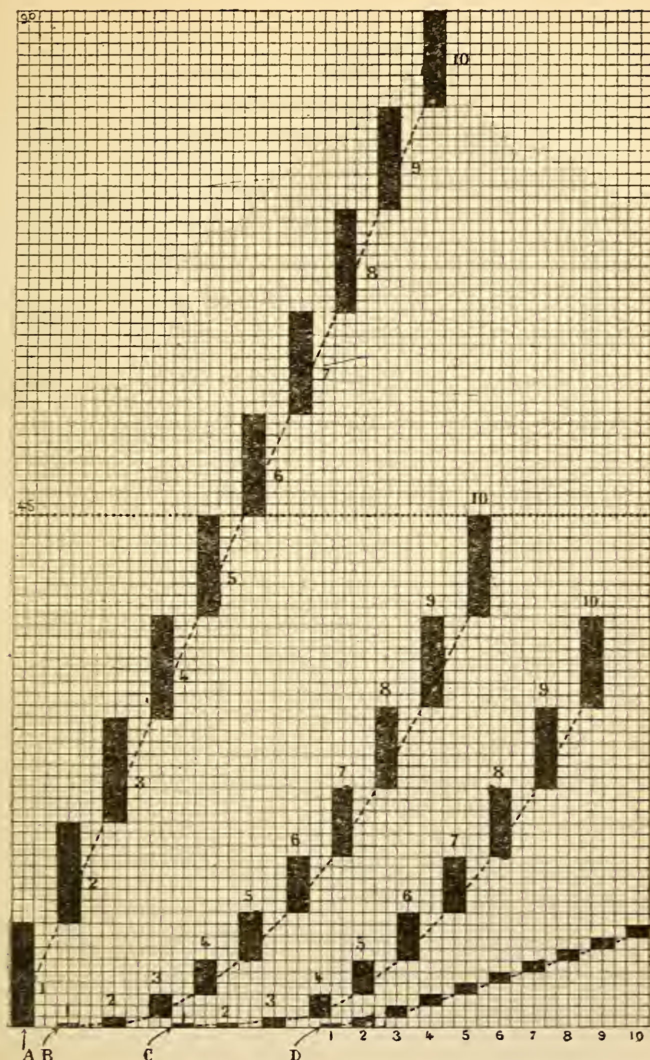


Fig. 12. — *Schéma consacré à la comparaison de l'énergie mise en œuvre dans le cas de contraction statique et de contraction dynamique correspondante, ainsi qu'à la détermination du rapport du travail positif produit par cette dernière à l'énergie créatrice d'où procède ce travail.* (Voir l'explication page ci-contre.)

raccourcissement répondant à l'intervalle compris entre les ordonnées du quadrillé.

La succession des différentes phases du soutien ou de l'ascension de la charge sont indiquées, dans le schéma, par les chiffres 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10.

Quant à la valeur prise par l'énergie, à ces différentes phases du travail, elle est représentée par la hauteur de rectangles pleins, plus ou moins allongés, ou plus ou moins ramassés sur eux-mêmes, dont la mesure verticale est donnée par le raccourcissement musculaire. Le raccourcissement suffit, en effet, à ce rôle d'étalon de l'énergie, quoique celle-ci soit fonction du raccourcissement multiplié par la charge; mais cette dernière peut être éliminée comme facteur constant.

Ces rectangles, au lieu d'être placés les uns à côté des autres, comme les colonnes des autres schémas, ont été superposés en imbrication latérale, de manière à construire, avec l'ensemble, des séries de courbes, dont la forme donne par elle-même des indications claires sur la marche des phénomènes que l'on veut représenter.

Quatre graphiques ont été ainsi construits. Examinons-les sucessivement :

1° A représente l'*énergie totale* mise en œuvre dans la *contraction statique*. Pendant chacun des dix temps du soutien de la charge, cette énergie affecte la valeur 9 du raccourcissement musculaire : en tout 90 unités, valeur totale de l'énergie qui a été dépensée pour l'exécution du travail statique. L'égalité de ces dix valeurs fait que l'ensemble des dix rectangles figuratifs de l'énergie

représente une droite, comme l'indique la ligne ponctuée par laquelle on les a réunis.

2° B est consacrée au graphique de l'*énergie totale* entrant en jeu dans le cas de *travail positif* symétrique ou correspondant au précédent travail statique, s'il est permis de s'exprimer ainsi. On remarquera d'abord que cette courbe s'élève seulement à la hauteur totale 45 ou $\frac{90}{2}$ ou la moitié de la valeur de l'énergie dépensée par la contraction statique ; autre forme de la démonstration graphique qui est donnée déjà par le schéma n° 9.

Mais ce qui est plus nouveau, et aussi plus intéressant, c'est la notation de la quantité d'énergie qui intervient dans les phases successives du soulèvement de la charge par le raccourcissement musculaire. Dans la première phase, c'est-à-dire au début de la contraction, au moment même où elle va commencer, l'énergie a encore la valeur 0 ; puis elle prend, dans chacune des phases consécutives, les valeurs 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, dont la somme, 45, représente l'énergie totale qui a été mise en jeu par le soulèvement de la charge. C'est une saisissante représentation de la marche suivie par la croissance de l'énergie employée à faire du *travail positif*. La courbe montre bien comment l'effort musculaire qui exécute ce travail en arrive à consommer, dans la dixième phase du raccourcissement, 9 fois plus d'énergie que dans la seconde.

3° La courbe C a été tracée pour représenter la partie de l'*énergie totale* qui se transforme nécessairement en chaleur sensible après avoir créé l'*élasticité totale*. Il

a suffi, pour construire ce graphique, d'enlever dans la courbe précédente, sur chacune des colonnes représentatives de l'énergie afférente à chaque phase du soulèvement, une tranche horizontale équivalente à l'énergie qui est transformée en travail mécanique. Cette tranche a la valeur 1, celle de la charge étant elle-même égale à 1. L'énergie transformée en chaleur résiduelle est donc successivement 0, 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, somme : 36, à déduire de 45, valeur totale de l'énergie. Il reste ainsi 9 pour la valeur de l'énergie transformée en travail mécanique.

4° Le graphique D figure cette dernière. Il s'élève donc régulièrement de 0 à 9 et forme ainsi une droite, chaque parcelle d'énergie transformée en travail ayant invariablement la valeur 1 dans chaque phase du soulèvement.

Rien n'est plus démonstratif que le rapprochement de ces quatre graphiques. On les a placés symétriquement les uns à côté des autres, pour que la comparaison s'établisse d'elle-même et qu'un simple coup d'œil en fasse apprécier les résultats.

Il serait aussi fort intéressant de les rapprocher du schéma B de la figure 9. Composés avec les éléments fournis par ce schéma, ces graphiques pourraient au besoin servir à le reconstituer.

Cette restitution a été faite sous une forme un peu différente dans le schéma figure 13.

Dans l'ensemble des 10 temps, supposés de durée négligeable, en lesquels est décomposé le raccourcissement du muscle qui se met en activité pour faire du travail positif, l'énergie totale est représentée par le

triangle ADC, moitié du rectangle ABCD. Donc cette énergie n'est que la moitié de celle que dépenserait le soutien fixe de la charge à la hauteur où le raccourcisse-

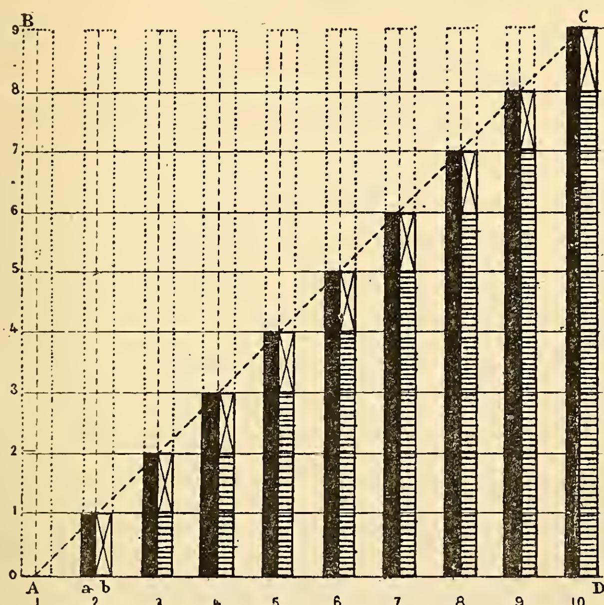


Fig. 13. — *Schéma complémentaire de celui de la figure 9. Il concourt à montrer les rapports du travail mécanique avec l'énergie totale.*

a, raccourcissement musculaire.

b, énergie dans chaque phase du raccourcissement. Le sommet de la colonne, pourvu d'un croisillon, représente la partie d'énergie transformée en travail mécanique. Le reste de la colonne (en hachures transversales) représente la partie d'énergie transformée en chaleur résiduelle.

ment amène cette charge quand il fait du travail mécanique.

La colonne du raccourcissement musculaire, *a*, et celle de l'énergie, *b*, se suivent dans leurs modifications.

Cette dernière est celle qui nous intéresse. On y voit,

en haut, la partie croisillonnée représentant le travail mécanique, le même dans toutes les phases de la contraction. Il occupe exactement dans le schéma la place de l'élasticité effective.

Le reste de la colonne (partie striée en travers) représente l'échauffement causé par le travail intérieur. Cette chaleur sensible croît régulièrement avec le raccourcissement.

Cette figure 13, consacrée à la représentation du rapport du travail extérieur à l'énergie totale, ne diffère donc point de la partie B de la figure 9, qui représente les rapports de l'élasticité effective avec l'élasticité totale. L'une et l'autre figure expriment parfaitement les propositions que nous avons énoncées précédemment, sur les caractères du mouvement énergétique dans le cas de travail mécanique. Il est inutile d'insister plus longtemps pour montrer l'adaptation réciproque de ces schémas et des lois qui régissent les transformations de l'énergie employée par le muscle pendant l'ascension des charges, y compris la loi du rapport du travail mécanique à l'énergie qui l'engendre.

b. *Traduction en chiffres et mesure absolue du rapport du travail mécanique à l'énergie intérieure.*—Les schémas précédents expriment seulement les relations entre les phénomènes. On peut faire plus, parce qu'en pénétrant sur le terrain du *travail positif*, on y trouve la notion nette de la mesure absolue de l'énergie rapportée au kilogrammètre ou à son équivalent thermique, $\frac{1}{425}$ de

calorie. Cette mesure permet de donner aux démonstrations un remarquable caractère de précision et de demander au calcul bien des déterminations, grâce, du reste, à la connaissance de ces lois antérieures dont la portée ne va pas au delà de l'expression des relations entre les phénomènes.

Comme exemple, nous allons reprendre le cas conventionnel représenté par les schémas n° 12 et 13 et dresser un tableau du mouvement de l'énergie, en substituant aux valeurs relatives des schémas les valeurs absolues de l'énergie sous ses différents états : le muscle est supposé se raccourcir de 10 centimètres, en soulevant un poids de 425 grammes et en accomplissant ainsi un travail extérieur équivalant à 425 centigrammètres ou 0,10 microcalorie.

Transformation et valeurs de l'énergie pendant le raccourcissement complet d'un muscle qui soulève, à 10 centimètres, un poids de 425 grammes, en 10 temps supposés de durée négligeable.

(Les évaluations sont faites en micro-calories de $0^{cal},001$.)

Phase du travail.	Degré du raccourcissement musculaire.	Énergie transformée en travail mécanique. Microcal.		Énergie transformée en chaleur résiduelle. Microcal.		Énergie totale. Microcal.
Début	0	0,00	+	0,00	=	0,00
1re	1	0,01	+	0,00	=	0,01
2e	2	0,01	+	0,01	=	0,02
3e	3	0,01	+	0,02	=	0,03
4e	4	0,01	+	0,03	=	0,04
5e	5	0,01	+	0,04	=	0,05
6e	6	0,01	+	0,05	=	0,06
7e	7	0,01	+	0,06	=	0,07
8e	8	0,01	+	0,07	=	0,08
9e	9	0,01	+	0,08	=	0,09
10e	10	0,01	+	0,09	=	0,10
	Totaux.....	0,10	+	0,45	=	0,55

Ce tableau remplit bien son but, qui est de montrer, par un exemple concret (tout conventionnel) avec des chiffres représentant des valeurs thermiques réelles, les variations du rapport du travail mécanique à l'énergie intérieure qui l'engendre, dans les phases successives du raccourcissement musculaire. On voit passer ce rapport de la valeur $\frac{1}{1}$ à la valeur $\frac{1}{10}$ pendant que le raccourcissement de la contraction passe lui-même de 1 à 10, comme dans les exemples qui ont été représentés en schémas.

c. *Influence de la durée de la contraction ou du raccourcissement musculaires sur le rapport du travail mécanique à l'énergie intérieure.* — Encore une valeur à faire intervenir dans le calcul du rapport du travail à l'énergie.

Supposons (fig. 14) qu'une charge soit élevée de *f* en *e* par un muscle qui mette dix secondes à opérer son rac-

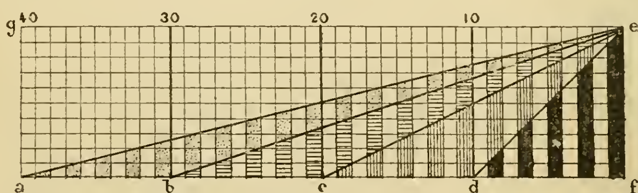


Fig. 14. — *Influence de la durée du raccourcissement musculaire qui élève un poids sur la dépense de force élastique et d'énergie.*

On a représenté quatre durées, pendant lesquelles le raccourcissement musculaire met 40, 30, 20, 10 secondes à s'effectuer. La valeur de l'élasticité et de l'énergie mise en jeu, dans ces quatre cas, est représentée par l'aire décroissante des triangles *aef*, *bef*, *cef*, *def*.

courcissement ; la valeur de l'élasticité totale ou de l'énergie mise en œuvre pendant cette opération de sou-

lèvement sera représentée par l'aire du triangle *def*.

Dans le cas où le raccourcissement serait effectué seulement en vingt secondes, ou même en trente ou quarante secondes, l'élasticité développée, pendant ce raccourcissement de plus en plus lent, aurait pour mesure les aires graduellement croissantes *cef* — *bef* — *aef*. Elle s'accroîtrait donc régulièrement et avec elle l'énergie créatrice de cette élasticité, sans aucun profit pour le travail accompli, auquel cette dépense croissante d'énergie ne saurait ajouter aucune valeur.

Ces considérations démontrent la grande importance qu'il faut attacher à la manière dont le travail est exécuté. D'une manière absolue, le travail mécanique rapide est plus économique que le travail lent, pendant lequel une quantité plus ou moins grande de force élastique se dépense en pure perte, c'est-à-dire en simple travail de soutien. Le rendement mécanique de l'énergie peut être, dans ce dernier cas, prodigieusement diminué (1).

d. *Du rapport du travail à l'énergie dans le cas de charge soutenue à la descente.* — Si le développement de la force élastique du muscle, dans le cas de travail négatif, suit une marche inverse, mais exactement parallèle, à celle qui s'observe dans le cas de travail positif; si les variations corrélatives de l'énergie originelle sont soumises à la même marche inverse et parallèle, il est évident que le travail négatif, qui lui-même n'est qu'un acte équivalent, inverse et parallèle au travail po-

(1) J'écarte complètement de la discussion la question de l'influence de la vitesse de la contraction sur la fatigue nerveuse.

sitif, se trouve soumis aux mêmes lois que ce dernier, en ce qui regarde le rapport du travail à l'énergie. Ce rapport augmente graduellement et incessamment, à mesure que se prononce l'abaissement de la charge avec l'allongement du muscle ; de plus la valeur de ce même rapport est diminuée par le ralentissement du mouvement.

§ 2. — Le rapport du travail mécanique produit a l'énergie consommée, d'après les travaux antérieurs.

Il est bien évident, d'après les considérations ci-devant présentées, sur le rapport du travail mécanique produit à la quantité d'énergie dépensée, que cette question ne peut être envisagée sous la forme simple qu'on se plait à lui donner généralement. Ce que l'on a poursuivi surtout, dans les études sur le sujet, c'est, je le répéterai, la possession d'une formule exprimant, pour tous les cas, la quantité d'énergie que le muscle en fonction dépense pour accomplir un travail mécanique donné. Mais il est bien certain qu'une telle formule, quelle qu'elle soit, ne saurait être exacte que pour les conditions des expériences qui auraient servi à l'établir.

A. Fick, à qui son instrumentation spéciale permettait d'aborder de front cette question, s'en est occupé à deux reprises. Une première fois (1) il estime en moyenne à 33 p. 100 la quantité d'énergie qui se transforme en travail mécanique utile. Plus tard (2) il se rectifie et ne

(1) *Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung*, 1869.

(2) *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung*, 1878.

trouve plus, pour les conditions les plus favorables, qu'une partie de travail produit contre quatre d'énergie dépensée. On ne peut douter de la parfaite exactitude de ce dernier chiffre. Mais il y a beaucoup de chances pour que le premier réponde tout aussi bien à la réalité des choses. A. Fick aurait même pu trouver que le rapport du travail mécanique à l'énergie dépensée se confond avec l'unité. Toutes ces variations dépendent des conditions dans lesquelles s'accomplit le travail. Le fait que ce rapport peut être influencé par la manière dont on fait travailler le muscle n'avait pas échappé à Fick. Mais à l'époque où il faisait ses expériences, on n'était pas renseigné sur les perturbations que l'état d'isolement du muscle peut introduire dans son fonctionnement intime, en particulier sur celles qui tiennent à l'*allongement* du muscle, sous la traction et la tension des poids qui le chargent au repos. Donc, il n'est pas étonnant que A. Fick ait fait jouer à la charge, dans les variations du rapport du travail à l'énergie, un rôle qui, dans l'état physiologique, appartient en réalité au degré du raccourcissement musculaire.

Je n'ai pas échappé moi-même à la tentation de traduire ce rapport à l'aide d'un chiffre, d'après mes expériences sur le muscle releveur propre de la lèvre supérieure du cheval (1). Les résultats de ces expériences m'ont démontré que le travail produit n'est que le $\frac{1}{7}$ ou

(1) A. Chauveau, avec la collaboration de Kaufmann, *De la quantité de chaleur produite par les muscles qui fonctionnent utilement dans les conditions physiologiques de l'état normal. — Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CV, 1887.

le $\frac{1}{8}$ de l'énergie totale mise en mouvement par la contraction spontanée et régulière du muscle. C'est un rapport faible et tout à fait en harmonie, du reste, avec le rôle de l'organe, lequel se contracte avec énergie pour ne faire en somme que fort peu de travail mécanique. Mais ce serait une grave erreur d'appliquer le résultat obtenu dans ce cas au travail d'autres muscles. Ce résultat ne vaut que pour le muscle qui l'a donné et pour les conditions spéciales d'activité dans lesquelles il se trouvait au moment des expériences.

En somme, les expériences sur un muscle donné peuvent faire connaître, pour les conditions dans lesquelles on fait fonctionner l'organe, le rapport du travail produit à l'énergie dépensée. Mais cette notion ne peut être appliquée ni aux autres conditions de fonctionnement de ce même muscle ni surtout à d'autres organes musculaires.

Le rapport du travail d'un muscle, considéré en particulier, à l'énergie totale qui crée l'élasticité musculaire, est une valeur essentiellement variable et dont les variations sont soumises aux lois que nous avons exposées. Il ne peut donc être fixé, si ce n'est pour telle ou condition déterminée.

On n'aurait, du reste, que peu d'intérêt à la possession d'un chiffre qui exprimerait une sorte de rapport moyen, car ce qui importe dans la pratique, ce n'est pas la connaissance de l'énergie nécessaire à la contraction moyenne de tel ou tel muscle : il est surtout utile d'être renseigné sur l'énergie totale consacrée à l'exécution

d'une certaine somme du travail normal des moteurs animés; et ce travail est accompli avec le concours d'organes multiples participant directement ou indirectement à l'accomplissement de la fonction musculaire qui est préposée à l'exécution dudit travail. C'est dans ce cas seulement qu'il est possible et utile de déterminer le rapport ferme du travail mécanique produit à l'énergie totale mise en œuvre pour l'exécution du travail. Ce cas est justement celui des expériences de Hirn, expériences dans lesquelles on a fait intervenir, pour la première fois, la calorimétrie, dans le but de déterminer l'énergie dépensée pendant le travail. Mais ce n'est pas dans la présente étude que nous pourrions discuter les résultats que Hirn a fait connaître, en les rapprochant de ceux qui ont été obtenus, soit avant lui, soit après, de la comparaison du travail avec les ingesta et les excréta. Ceci constitue toute une étude spéciale qui mérite de faire l'objet d'un traité particulier.

§ 3. — Conclusions ou propositions résumant les lois auxquelles obéit le rapport du travail mécanique a l'énergie dépensée par le muscle pour l'exécution de ce travail.

D'après ce qui vient d'être dit, nous devons emprunter nos conclusions exclusivement à la présente étude. En résumé, on y voit que le rapport du travail mécanique à l'énergie intérieure, pendant une contraction qui élève un poids ou une décontraction qui l'abaisse, est réglé par les lois fondamentales d'après lesquelles sont éta-

blies les relations entre l'élasticité effective et l'élasticité totale du muscle : D'où il résulte que :

1° *La valeur de la charge est sans influence sur la valeur du rapport du travail mécanique à l'énergie dépensée pour l'exécution de ce travail.*

2° *Ce rapport suit exclusivement dans ses variations celles du raccourcissement ou de l'allongement musculaire. Il diminue à mesure que le muscle se raccourcit, ou augmente à mesure que le muscle s'allonge.*

3° *Si le mouvement qui entraîne la charge était assez court pour être de durée négligeable, le rapport du travail mécanique à l'énergie intérieure s'identifierait avec celui qui existe entre l'élasticité effective (ou le travail de soutien) et l'élasticité totale.*

4° *L'influence de la durée du travail se traduit, pour la valeur de ce rapport, par une diminution proportionnelle à la durée du travail, quand cette durée se prolonge sans que le travail augmente.*

De toutes les propositions qui précèdent, on tire la suivante :

5° *Le rendement mécanique de l'énergie consacrée à l'exécution du travail d'un muscle, qui soulève une charge en se raccourcissant, est inversement proportionnel à la durée et au degré du raccourcissement musculaire.*

CHAPITRE V

L'ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION DANS LES CONDITIONS EXTRA-PHYSIOLOGIQUES. — SUR LA PRÉTENDUE APTITUDE DU TISSU MUSCULAIRE A TRANSFORMER DIRECTEMENT LA CHALEUR EN TRAVAIL MÉCANIQUE.

L'ensemble des faits qui ont fourni la matière des lois et principes ci-devant exposés est tout à fait contraire à l'hypothèse qui attribue au tissu musculaire l'aptitude à transformer directement la chaleur en travail positif. Cette hypothèse a contre elle, avec les arguments tirés de la présente étude, tout un ensemble de considérations développées ailleurs (1), aboutissant à cette conclusion que la production de la chaleur n'intervient pas, dans le mécanisme intime de la contraction musculaire, comme un *commencement*, mais comme une *fin*. La chaleur sensible qui apparaît est un résidu, une sorte d'*excretum*, résultat de la transformation thermique du travail physiologique représenté par la création de l'élasticité de contraction.

L'hypothèse en question a pourtant en sa faveur un important argument dont on a souvent fait usage et sur lequel le moment est venu de s'expliquer à fond. Cet

(1) Le travail physiologique et son équivalence. *Revue scientifique*, 1888.

argument, c'est le refroidissement qui, dans certaines conditions peut accompagner l'exécution du travail positif du muscle. Je ne vise point, bien entendu, les résultats erronés des expérimentateurs qui ont opéré d'une manière défectueuse. Il ne peut être question ici que de refroidissement réel, constaté dans des expériences irréprochables au point de vue de l'exécution. L'explication que j'ai à en donner n'est que l'extension de celle que nous avons appliquée ci-devant (pages 116 et 157) aux pertubations que l'*allongement*, résultant de la fatigue ou de l'accroissement des charges, introduit dans les manifestations thermiques de la contraction.

Rappelons les faits sur lesquels repose cette explication (1).

Et d'abord on sait qu'à soulèvement égal des charges, le muscle *surallongé* par l'influence de la fatigue s'échauffe moins que le muscle physiologique, par ce que l'échauffement est toujours proportionnel au degré de raccourcissement musculaire, et que le raccourcissement se mesure par le rapport de la longueur perdue, pendant la contraction, à la longueur totale du muscle pendant l'état de repos.

On sait encore que la mise en jeu de l'extensibilité passive des muscles produit des effets thermiques inverses à ceux de la contraction active. Quand un muscle isolé

(1) J'ai signalé ces faits au Congrès médical international de Berlin (août 1890). On les trouvera développés, tant dans le compte rendu des travaux du Congrès, que dans les *Archives de physiologie*. Janvier 1891.

est allongé, par la traction d'une charge, au delà des limites qui, à l'état physiologique, lui sont imposées par ses insertions osseuses, il s'échauffe. Si on le laisse revenir à sa longueur naturelle, il se refroidit. Ce sont là les effets thermiques d'une élasticité purement physique, qu'il faut soigneusement distinguer de l'élasticité de contraction. Ces effets se manifestent, du reste, comme dans le tissu fibreux élastique et dans le caoutchouc.

Enfin de la détermination du rapport du travail produit à l'énergie dépensée, dans les phases diverses de la contraction dynamique, il ressort que le muscle, pris à l'extrême limite de sa longueur physiologique, peut ne point s'échauffer en soulevant une charge, si le chemin parcouru par la charge, c'est-à-dire le raccourcissement de l'organe, est très petit : toute l'énergie employée à la création de l'élasticité de contraction est, en effet, dans le cas d'être alors transformée en travail mécanique, le rendement de l'énergie étant à son maximum.

Or, supposons que le muscle, fatigué ou non, soit allongé *par une charge* au delà de ses limites physiologiques ; à plus forte raison ne s'échauffera-t-il point quand il commencera à se raccourcir pour soulever sa charge. Le muscle se meut alors dans les limites où l'élasticité purement physique de son tissu fait du refroidissement lorsque ce tissu se rétracte. On conçoit donc que, dans ces conditions, le muscle non seulement ne s'échauffe pas, mais éprouve même un refroidissement sensible, s'il ne soulève sa charge qu'à une petite hauteur.

Tout ceci se comprend fort bien. Cependant, on peut, à l'aide de représentations schématiques, rendre plus saisissant encore le mécanisme de ces diverses influences dans la production du refroidissement musculaire déterminé par le soulèvement d'une charge.

Et d'abord, j'appellerai l'attention sur la figure 16, qui se rapporte au rôle de l'amplitude des contractions

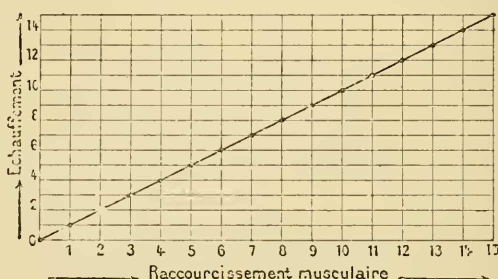


Fig. 15. — *Schéma de l'échauffement normal en fonction du raccourcissement musculaire.*

dans la production de la chaleur. Le graphique de l'échauffement montre que le muscle qui soulève et abaisse un poids de 0 à 1 s'échauffe très peu, tandis que le même travail, s'effectuant par le passage du muscle du raccourcissement 14 au raccourcissement 15, provoque un échauffement beaucoup plus considérable. En sorte que, si la contraction était employée à faire du travail positif seulement, ce dernier, dans le cas de soulèvement de 0 à 1, pourrait absorber toute l'énergie employée à la création de l'élasticité musculaire, et il n'y aurait pas trace d'échauffement.

C'est un fait que plus d'un schéma déjà, parmi ceux

qui ont été produits précédemment, mettait pleinement en évidence. Mais il était bon d'en reproduire à cette place même la démonstration graphique.

Les schémas de la figure 16 ne s'en comprendront que mieux.

Ces schémas de la figure 16 sont au nombre de trois. Prenons-les successivement.

Le n° I expose la marche de l'allongement musculaire sous l'influence de la fatigue.

a b figure le muscle au repos, supportant une charge uniforme, avant toute fatigue.

a' b' figure le muscle au repos, mais arrivé par la fatigue à un certain maximum d'allongement.

A représente la courbe de l'allongement musculaire dans les phases successives de la fatigue.

B est la courbe des positions prises par l'extrémité inférieure du muscle quand il se contracte sous l'action d'une excitation qui détermine toujours le même soulèvement, quelle que soit la longueur que la fatigue ait imprimée au muscle.

Ce schéma n° I nous a préparé au schéma n° II, consacré à la réprésentation des modifications imprimées, par l'allongement extra-physiologique, au raccourcissement de la contraction. I a fourni, en effet, les éléments avec lesquels on a construit la courbe, C, du raccourcissement musculaire. Cette courbe s'abaisse en suivant la marche de l'allongement du muscle. D'après le schéma I, l'organe, au moment de la contraction et avant toute

fatigue, perd 15/40 de sa longueur et 15/50 seulement à la période du maximum de fatigue. Il arrive ainsi que le

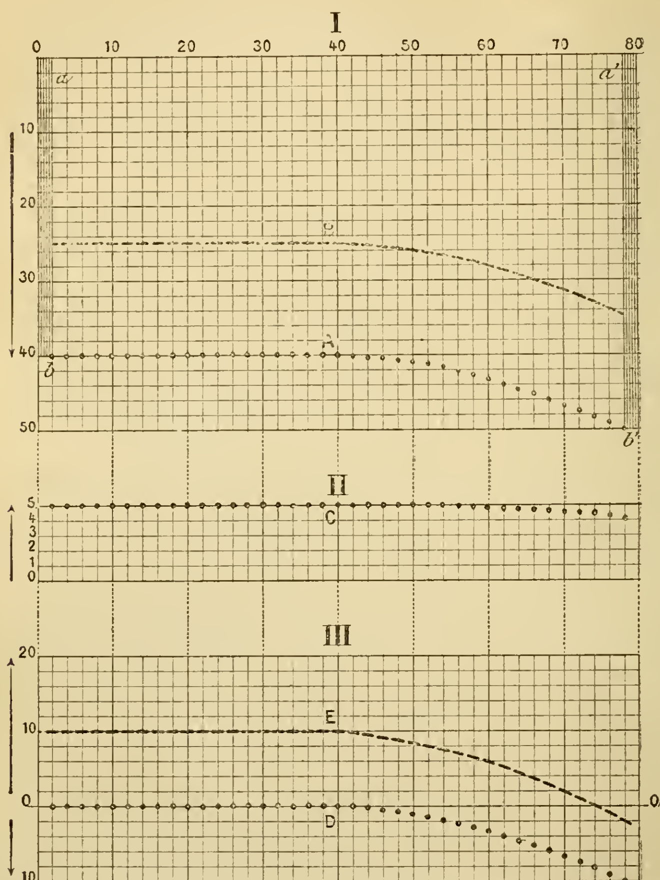


Fig. 16. — (Voir l'explication de la figure page en regard.)

degré du raccourcissement du muscle diminue dans la proportion de 5 à 4, du fait de la fatigue, quoique la longueur absolue qu'il perd soit la même dans tous les cas.

Avec ces données et celles que nous allons emprunter au schéma n° III, il devient facile de comprendre les modifications que la fatigue et l'allongement musculaire qui en résulte apportent aux manifestations des phénomènes thermiques de la contraction.

Si le muscle au repos est pris avant toute fatigue et, à un certain moment, allongé par une traction qui met en jeu son élasticité passive, il s'échauffe comme nous l'avons rappelé tout à l'heure. Cet échauffement a été représenté dans la courbe D avec une valeur proportionnelle à celle de l'allongement assigné au muscle dans la courbe A.

Naturellement, le muscle *allongé*, revenu à la température ambiante (*abscisse* 00), devra, en reprenant sa longueur primitive, absorber une quantité de chaleur

---

Fig. 16. — *Schémas exposant la théorie des modifications imprimées, par l'allongement passif du muscle, sous l'influence de la fatigue* (1), *à l'échauffement dû à la contraction musculaire.*

Les chiffres inscrits au sommet des ordonnées répondent aux durées proportionnelles des phases de l'expérience, pendant lesquelles survient la fatigue.

I. *Influence de l'accroissement de la fatigue sur le degré d'allongement du muscle.*

Les longueurs proportionnelles du muscle sont indiquées par les chiffres placés à l'extrémité gauche des abscisses.

II. *Courbe du raccourcissement musculaire (rapport de la longueur perdue par le muscle, au moment de la contraction, à la longueur totale du muscle au repos) dans le cas ci-dessus.*

III. *Modifications des phénomènes thermiques de la contraction sous l'influence de la fatigue et de l'allongement musculaire qui en résulte.*

L'abscisse 00 indique la température du muscle au repos (température neutre : celle du milieu ambiant).

(1) Ces schémas peuvent aussi être appliqués à la démonstration de l'influence de l'accroissement de la charge.

équivalente à celle que l'allongement a enlevée. Donc l'organe se refroidira, et ce refroidissement de la rétraction passive est, tout aussi bien que l'échauffement de l'allongement, représenté par la courbe D. Seulement, en s'abaissant, cette courbe indique, dans un cas, un gain, dans l'autre une perte de chaleur sensible. Évidemment ce gain et cette perte sont liés à l'allongement et à la rétraction du tissu musculaire en toutes circonstances et avec toutes les conditions possibles.

Il en résulte que l'échauffement déterminé par la contraction, ou la création de l'élasticité active, peut, si cette contraction a lieu quand le muscle est allongé par la fatigue, être plus ou moins neutralisé par le refroidissement qu'implique le retour spontané de l'organe à sa longueur normale de l'état de repos.

La courbe E donne la représentation théorique du phénomène. Elle est construite pour figurer l'échauffement déterminé par la contraction dans les diverses phases de la fatigue (courbe B). L'échauffement est supposé avoir au début la valeur 10. A la fin, non seulement il devient nul, mais il est même remplacé par un léger refroidissement, comme l'indique la position de l'extrémité de la courbe au-dessous de la ligne 00. C'est qu'en effet, dans ce cas particulier, on a fait l'échauffement de la contraction égal au refroidissement de la rétraction musculaire passive : il en résulte la neutralisation réciproque des deux effets thermiques. De plus intervient la différence du raccourcissement entre le début et la fin de l'expérience, différence telle, que l'échauffement, dans ce dernier cas, en est diminué

de 1/5. D'où l'abaissement de la courbe au-dessous de la ligne du zéro.

A fortiori, cet effet réfrigérant de la contraction se produirait-il si le raccourcissement musculaire était très petit et s'il s'accompagnait d'un travail positif capable d'absorber une certaine quantité de chaleur. Alors, pour peu que la charge fût susceptible de bien tendre le tissu musculaire, ce ne serait plus seulement quand le muscle est très allongé sous l'influence de la fatigue que le refroidissement se manifesterait; les schémas démontrent que ce pourrait être au début même de l'expérience. Ainsi s'expliquent les faits de contraction dynamique avec refroidissement musculaire, signalés par B. Danilewski (1) et par M. Blix (2). Ce ne sont pas des faits anormaux ou contradictoires à ceux qui s'observent généralement. Les conditions en sont parfaitement déterminées et il est facile de les reproduire à volonté.

Donc, si les muscles se refroidissent parfois quand ils soulèvent une charge, cela n'indique, en aucune manière, une transformation directe de la chaleur en travail mécanique. Le refroidissement a une autre cause. Il s'explique par les principes ci-devant développés, que je résumerai de la manière suivante :

A. L'allongement que les muscles subissent, du fait de la fatigue ou de l'accroissement des charges, tend, par deux procédés, à neutraliser l'échauffement dû à la contraction et même à y substituer le refroidissement :

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

1° A soulèvement égal, les muscles *allongés* par la traction de la charge se raccourcissent moins, donc s'échauffent moins, que s'ils ont leur longueur normale.

2° Quand les muscles isolés, pris en état de relâchement, s'allongent sous l'influence de l'accroissement de la fatigue ou de la charge, ils perdent de la chaleur.

Si la cause qui les allonge vient à cesser et s'ils éprouvent alors une rétraction, ils absorbent de la chaleur.

Cet effet, précisément inverse à celui qui survient quand il y a création de l'élasticité active, peut être assez intense pour masquer ce dernier. Le muscle alors se refroidit réellement au moment de la contraction, dans le cas où, fortement allongé par la traction de la charge, il n'éprouve qu'un faible raccourcissement.

B. Les conditions favorables à ce refroidissement sont à leur maximum quand la contraction produit du travail positif, qui absorbe une partie de l'énergie mise en mouvement.

En somme, le muscle est incapable de transformer la chaleur en mouvement. Au contraire, hors le cas, extrêmement limité, peut-être même pratiquement irréalisable, où l'énergie consacrée à la création de l'élasticité de contraction se transforme tout entière en travail mécanique, tout mouvement du muscle met en liberté une quantité plus ou moins considérable de chaleur résiduelle, provenant de la restitution de l'énergie que le muscle absorbe temporairement pour la création de son élasticité de contraction.

L'hypothèse de J. Meyer sur l'origine thermique du travail mécanique doit donc être définitivement abandonnée, au moins dans la forme sous laquelle J. Meyer l'a présentée. Céla n'enlève rien à son mérite. Si le travail mécanique du muscle ne dérive pas directement d'une transformation de la chaleur en mouvement, il n'en procède pas moins d'une forme de l'énergie, dont les présentes recherches concourront, je l'espère, à fixer les véritables caractères, tant au point de vue de la mécanique spéciale du muscle, qu'à celui de la mécanique générale. Il a suffi, pour cela, de considérer la contraction musculaire comme une création de force élastique et cette élasticité de contraction comme une forme transitoire de l'énergie.

Dans cette conception, on trouve la simplification et l'harmonisation des lois de la thermodynamique musculaire.

En établissant que toute l'énergie qui procède de la force vive, de source chimique, que la contraction musculaire met en jeu se retrouve dans la force élastique créée et entretenue par la contraction, la physiologie établit du même coup sur une large base la théorie des transformations énergétiques dont le muscle en activité est le siège.

On sait enfin quel est le sort fait à l'énergie qui intervient dans la contraction du muscle. Tous les physiologistes ont constaté qu'une grande partie de cette énergie paraît absolument gaspillée et qu'une portion seulement se transforme en travail extérieur utile. Mais aucun ne connaissait le pourquoi ni le comment de cette

dépense inutile, souvent considérable. Aujourd'hui, nous savons à quoi nous en tenir sur ce point. Nous avons appris qu'au fond, pas une parcelle de l'énergie n'est, dans le muscle, dépensée en pure perte. Elle y est toujours employée à quelque chose d'utile, de nécessaire, même quand la dépense reste sans influence directe sur la valeur du travail extérieur accompli.

Il n'y a pas une fraction, si minime qu'elle soit, de cette énergie créatrice dont on ne puisse s'expliquer l'intervention. C'est que la dépense d'énergie est exclusivement réglée par le travail physiologique intérieur du muscle, c'est-à-dire par l'effort que l'organe, plus ou moins tendu par la charge, est obligé de faire pour changer sa forme ou les rapports de ses trois dimensions. On a vu que, de ce changement de forme, résulte, pour le muscle, la création d'une force élastique spéciale, dont la valeur est équivalente au produit de ses facteurs : le raccourcissement musculaire et la charge qui est extérieurement soutenue, soulevée ou abaissée. Toute l'énergie dépensée se retrouve donc dans cet effort du muscle ou dans la force élastique qui en résulte.

DOCUMENTS

Dans le cours de l'étude qui vient d'être faite, j'ai eu l'occasion de renvoyer à quelques-unes de mes publications antérieures sur le travail du muscle. Pour épargner le temps des lecteurs qui voudraient les consulter, je les reproduis ici.

Les études expérimentales contenues dans ces publications portent principalement sur le travail chimique intramusculaire. Ce ne sont, en quelque sorte, que des études préparatoires : j'en ai, dans le temps, informé le public. J'espère faire mieux, quand je serai en possesion de tous les moyens matériels qui me sont nécessaires pour donner une rigoureuse exactitude aux recherches délicates que le sujet exige. Alors je pourrai introduire une plus grande harmonie dans les résultats de mes diverses recherches sur le travail musculaire.

Depuis la publication de ces différents mémoires, mes idées ont progressé, en même temps qu'elles s'éclairaient à la lueur des nouveaux documents expérimentaux dont je faisais l'acquisition. Je ne changerai rien pourtant au fond des études que je reproduis. A peine me permettrai-je de faire disparaître quelques incorrections dans l'exposition. On n'en constatera que mieux l'évolution qui, sur certains points, s'est nécessairement opérée dans ma manière de voir.

I

LA GLYCOSE, LE GLYCOGÈNE, LA GLYCOGÉNIE, EN RAPPORT AVEC LA PRODUCTION DE LA CHALEUR ET DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DANS L'ÉCONOMIE ANIMALE (1).

Première étude. — *Combustions dans les organes en repos* (2).

« Il y a trente ans, je prenais part au mouvement de recherches provoquées par la belle découverte de Claude Bernard sur la glycogénie hépatique. A cette époque, je communiquais à l'Académie les premiers travaux tendant à établir le rôle important que jouent, dans la production de la chaleur, la destruction incessante du sucre contenu dans le sang et son renouvellement non moins incessant. Depuis lors, j'ai continué à m'occuper des rapports qui peuvent exister entre la fonction glycogénique d'une part, la production de la chaleur et le travail musculaire d'autre part. Dans les trois dernières années qui viennent de s'écouler, j'ai institué, avec le concours de M. Kaufmann, mon assistant au laboratoire de physiologie de l'École vétérinaire de Lyon, plusieurs séries d'expériences sur cet important sujet. Aujourd'hui, je crois être en mesure de formuler, avec toute la certitude désirable, les conclusions qui affirment le rôle prépondérant rempli, par la glycose du sang, dans les combustions organi-

(1) Avec la collaboration de M. Kaufmann.
(2) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIII, 22 nov. 1886.

ques, sources de la chaleur animale et du travail musculaire. Je vais exposer méthodiquement les faits principaux sur lesquels s'appuient ces conclusions.

» A. *Destruction incessante de la glycose dans les capillaires de la circulation générale, en coïncidence avec les phénomènes de combustion organique et la production de chaleur qui en est la conséquence.* — On connaît l'idée première de Claude Bernard à propos de la fonction glycogénique. Chez les animaux nourris avec des aliments qui ne contiennent ni sucre ni matière capable de se transformer en sucre dans le tube digestif, du sucre sort incessamment du foie, surtout pendant le temps de la digestion. Ce sucre, versé dans le cœur droit par les vaisseaux sus-hépatiques et la veine cave inférieure, est détruit dans le poumon, en partie ou en totalité, suivant la richesse du sang, c'est-à-dire suivant l'éloignement plus ou moins grand de la période de suractivité glycogénique coïncidant avec la digestion, en sorte que, chez les animaux à jeun, Claude Bernard ne trouvait point de glycose dans les vaisseaux de la circulation générale. Voilà la première forme de la théorie glycogénique.

» Mais, sur le dernier point, Cl. Bernard était dans l'erreur, Les faits qui le prouvent surgirent de tous côtés et s'accumulèrent bientôt en telle quantité que la démonstration de la localisation de la glycogénie dans le foie en fut ébranlée. C'est alors que je publiai mes travaux démontrant que le foie est bien réellement, comme l'affirme Cl. Bernard, un foyer de production incessante de sucre et qu'à côté de ce foyer de production il existe un foyer de destruction tout aussi actif. Seulement, ce dernier n'est pas localisé dans le poumon. Il est répandu partout, car il a son siège dans les capillaires de la circulation générale. Tout ceci est établi sur les faits qui résultent de mes expériences. Il est nécessaire de rappeler ces faits :

» 1° Chez les animaux à jeun, il existe effectivement du sucre dans le sang des artères et des veines de la circulation générale ; mais, dans les veines sus-hépatiques, ce fluide est plus riche en sucre que partout ailleurs, même quand il a été

recueilli sans arrêt de la circulation, en évitant ainsi les causes d'erreur provenant de la stagnation du sang dans le foie ; donc le foie est bien pour le sang une source de sucre.

» 2° Cette richesse relative en glycose s'observe dans le sang des veines sus-hépatiques, non seulement chez les sujets à jeun, mais encore chez les animaux soumis à un jeûne prolongé, poussé jusqu'aux environs de l'inanition, alors que les matières sucrées provenant de l'alimentation antérieure et emmagasinées provisoirement dans le foie, sous forme de glycogène, sont épuisées depuis longtemps; d'où cette conséquence que le foie sait faire du sucre de toutes pièces, et est ainsi, pour cette substance, un foyer actif de production.

» 3° Le sang du cœur gauche est aussi sucré que celui du cœur droit ; démonstration évidente de la non-destruction du sucre pendant le passage du sang à travers le poumon dans les vaisseaux de la petite circulation.

» 4° Dans les vaisseaux de la grande circulation, le sang veineux contient moins de sucre que le sang artériel ; ce qui établit que les capillaires de la circulation générale sont bien réellement un foyer de destruction du sucre (voir *Comptes rendus*, 1856, t. XLII, p. 1008, et *Moniteur des hôpitaux*, p. 1856, 946).

» L'importance de ces dernières démonstrations n'échappa pas à Claude Bernard. Après les avoir contrôlées, il les accepta et les vulgarisa si bien qu'on commet fréquemment l'erreur de lui en attribuer l'initiative.

» Avant la fin de 1856, j'avais déjà fait près de cent analyses dans le but de chercher s'il existe réellement moins de glycose dans le sang qui sort des organes que dans celui qui y arrive. Depuis, le nombre de ces analyses a presque doublé. Elles représentent donc une masse énorme de documents: tous témoignent dans le même sens.

» Si j'ai consacré tant de labeur à cette recherche, c'est que, au point de vue de la calorification, la perte de glycose subie par le sang en passant des artères dans les veines constitue un fait primordial d'une haute importance. En effet, c'est dans le lieu même où cette perte s'effectue, c'est-à-dire dans les capillaires de la circulation générale, que se passent les phénomènes de combustion, source de la chaleur animale.

Ce rapprochement autorise nécessairement l'idée de faire jouer un rôle considérable dans la production de ces phénomènes à l'oxydation, soit directe, soit indirecte de la glycose qui disparaît au moment où ils se produisent.

» B. *En comparant le sang de deux organes dont l'activité thermogène, à l'état physiologique, est très inégale, on constate toujours que la destruction incessante de la glycose est beaucoup plus active dans celui de ces organes où les combustions organiques le sont elles-mêmes davantage ; en d'autres termes la quantité de chaleur produite au sein des tissus animaux, toujours proportionnelle à l'intensité des combustions, se montre également en rapport avec l'absorption de la glycose du sang dans le système capillaire.* — C'est là encore un des faits fondamentaux de notre étude; il est entièrement nouveau et inédit. La constatation de ce fait était inévitable, si vraiment la disparition partielle de la glycose du sang dans les capillaires est liée directement ou indirectement aux phénomènes de combustion, source de la chaleur animale. Les deux faits doivent marcher parallèlement : là où les combustions sont peu actives, il n'y aura qu'une faible absorption de glycose dans les vaisseaux capillaires, et inversement. La vérification pouvait en être faite dans diverses conditions. Voici celles que nous avons choisies en premier lieu.

» On sait que, au point de vue de la faculté thermogène, il existe une très grande différence entre les muscles et les glandes, même à l'état de repos apparent. Ces deux sortes d'organes sont donc très favorables à l'étude comparative que nous avions à faire. En déterminant, par l'analyse comparative du sang artériel et du sang veineux, d'une part, les quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique produit dans les capillaires, pour avoir ainsi la notion exacte de l'activité des combustions, d'autre part, la quantité de glycose qui disparaît en même temps du sang dans ces mêmes capillaires, on a tous les éléments nécessaires à la solution du problème.

» Nous avons choisi deux organes appartenant au même groupe fonctionnel, le muscle masséter et la glande parotide, où, chose importante, l'activité circulatoire peut être con-

sidérée comme équivalente. Le sang qui arrive à ces organes a été pris dans le tronc commun de leurs vaisseaux artériels, la carotide. Quant au sang qui en sort, il a été puisé dans une des veines spéciales émergeant de l'organe : la veine maxillo-musculaire pour le masséter et, pour la glande parotide, une veine auriculo-parotidienne, dans laquelle une ligature s'opposait à l'afflux du sang auriculaire. Je n'entre pas dans le détail du manuel opératoire qui, étant délicat, exige des mains exercées et ne peut être appliqué que sur les grands mammifères domestiques, comme le cheval.

» Il est bon d'ajouter que le sang a toujours été puisé simultanément ou presque simultanément au sein des vaisseaux afférents et efférents. C'est, en effet, le seul moyen d'obtenir de bonnes analyses comparatives, en raison de la rapidité des modifications que les moindres changements de l'état physiologique général introduisent dans la composition du sang, en faisant varier la quantité des matériaux qui concourent à la production de la chaleur ou qui en résultent.

Commençons par montrer l'activité respective des combustions organiques dans le muscle masséter et la glande parotide.

» Voici deux expériences dans lesquelles le sang a été pris simultanément dans l'artère carotide et la veine maxillo-musculaire, pour extraire les gaz et y doser les quantités d'oxygène et d'acide carbonique. Les deux prises ont été faites simultanément, par deux opérateurs différents, qui y ont consacré exactement le même temps ; l'extraction des gaz a eu lieu dans deux appareils à peu près identiques, l'un et l'autre capables d'enlever intégralement au sang les gaz qu'il contient :

		Première expérience.		Seconde expérience.	
		Sang artériel.	Sang veineux.	Sang artériel.	Sang veineux.
Volume total du gaz contenu dans 100^{vol} de sang musculaire		vol. 63,9	vol. 70,5	vol. 66,9	vol. 63,9
Acide carbonique		45,3	58,5	49,5	58,2
Oxygène		16,5	8,7	15,0	3,6
Azote		2,1	3,3	2,4	2,1
Différences indiquant l'activité des combustions dans le muscle	Oxygène absorbé	vol. 7,8		vol. 11,4	
	Acide carbonique produit	13,2		8,7	

» Voici maintenant l'analyse, faite exactement dans les mêmes conditions, du sang qui entre dans la glande parotide et de celui qui en sort. Deux expériences y ont été également consacrées :

	Première expérience.		Seconde expérience.	
	Sang artériel.	Sang veineux.	Sang artériel.	Sang veineux.
	vol.	vol.	vol.	vol.
Volume total des gaz contenus dans 100vol de sang glandulaire.......	74,50	74,00	70,5	69,9
Acide carbonique.......... ..	57,38	58,00	53,1	55,2
Oxygène....	14,62	12,25	15,3	11,4
Azote....................	2,50	3,75	2,1	2,4

		Première expérience	Seconde expérience
		vol.	vol.
Différences indiquant l'activité des combustions dans la glande............	Oxygène absorbé.	2,37	3,9
	Acide carbonique produit........	0,62	2,1

» La comparaison de ces derniers chiffres avec ceux qui sont fournis par l'analyse du sang musculaire montre bien la grande supériorité de l'activité des combustions dans les muscles. Pour rendre cette comparaison plus saisissante, on peut totaliser les chiffres qui expriment dans chaque série d'expériences les quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique produit. On obtient ainsi :

Pour l'activité relative des combustions musculaires, le chiffre...	41,10
— — glandulaires, — ...	8,99

» En somme, celles-ci sont près de cinq fois moins actives que celles-là. La supériorité du côté des combustions musculaires est donc considérable. Voyons maintenant ce qui se produit pour la glycose.

» Comme pour l'analyse des gaz, on a puisé le sang qui arrive aux organes dans l'artère carotide et celui qui en sort dans les veines maxillo-musculaire et auriculo-parotidienne. Les circonstances n'ont pas permis la simultanéité absolue des deux prises de sang artériel et de sang veineux. On a commencé par recueillir le sang veineux, puis immédiatement après le sang artériel. Moins délicates que les expériences nécessaires à la comparaison des combustions, celles qui avaient pour but de comparer les quantités de sucre absorbées par ces combustions ont pu être multipliées davantage.

» Les dosages de glycose ont donné les résultat suivants pour 1000 gr de sang :

Expériences.	Sang musculaire. Artère.	Veine.	Différence.
	gr.	gr.	gr.
1	0,746	0,695	—0,051
2	0,769	0,520	—0,249
3	1,025	0,871	—0,154
4	0.905	0,866	—0,039
5	1,085	0,915	—0,170
6	0,822	0,738	—0,084
Moyenne	0,892	0,767	—0,125

Expériences.	Sang glandulaire. Artère.	Veine.	Différence.
	gr.	gr.	gr.
7	1,025	0,947	—0,078
8	0,657	0,601	—0,056
9	0,741	0,734	—0,007
10	0,690	0,667	—0,023
11	0,629	0,634	+0,005
12	0,923	0,933	+0,010
13	0,936	0,929	—0,007
Moyenne	0,800	0,778	—0,022

» Nous n'avons besoin de retenir dans ce tableau que les chiffres moyens exprimant la quantité de glycose absorbée pendant la transformation du sang artériel en sang veineux. Le chiffre 125 représente la consommation du muscle en glycose ; le chiffre 22 celle de la glande. Il en résulte que, dans celle-ci, la transformation du sang artériel en sang veineux s'accompagne d'une destruction de glycose inférieure de plus de cinq fois et demie à celle qui se produit dans le muscle. C'est une proportion sensiblement approchée de celle qui représente l'activité relative des combustions dans les deux sortes d'organes. Les deux rapports se seraient certainement encore plus rapprochés de l'égalité, s'il avait été possible de faire les dosages de sucre sur le sang artériel et le sang veineux recueillis simultanément. On remarquera, en effet, dans le tableau consacré au sang glandulaire, que les onzième et douzième expériences ont donné dans la veine une quantité de glycose légèrement supérieure à celle du sang artériel. Dans le cas actuel, le fait tient, à coup sûr, à ce que le dernier sang s'est appauvri

dans l'intervalle des deux prises. Nous aurons à signaler d'autres exemples des causes d'erreur résultant de ce défaut de simultanéité absolue des opérations à l'aide desquelles on se procure les sangs à analyser. Pour le point spécial qui est étudié ici, ce défaut a si peu faussé les résultats qu'on peut le considérer comme indifférent. Le but poursuivi par nos expériences comparatives est atteint. Il est maintenant parfaitement établi que *l'absorption de glycose qui a lieu dans les capillaires pendant la transformation du sang artériel en sang veineux est en rapport avec l'activité respective des combustions concomitantes dans les différents organes.*

» Que devient ce sucre absorbé dans les capillaires? Il ne plane aucune incertitude sur son sort définitif. Sa transformation ultime en eau et acide carbonique ne saurait faire doute. Mais quand, où et comment s'opère cette transformation? C'est une question qui sera examinée plus tard. Pour l'instant, il doit suffire d'avoir assis sur sa base la démonstration des relations étroites qui unissent la calorification animale à la destruction incessante du sucre dans les capillaires de la circulation générale et à son renouvellement non moins incessant. La démonstration sera complète quand nous aurons montré ce qui arrive dans les organes en travail.

Deuxième étude. — *Combustions dans les organes en travail* (1).

» S'il existe des relations entre la consommation de la glycose dans les capillaires de la circulation générale et la production de la chaleur, à coup sûr c'est pendant le travail des organes que ces relations doivent se manifester. Nous avions donc à les étudier dans ces conditions nouvelles.

» C'est là un des points les plus importants de la physiologie générale, mais aussi un des plus difficiles à aborder. Les combustions organiques, source de l'énergie et de toute activité dans l'économie animale, ont déjà fait l'objet d'un certain nombre d'études. On a recherché les modifications qui

(1) *Comptes rendus*, t. CIII, 29 novembre 1886.

surviennent pendant le travail, soit dans le sang des organes, soit dans les organes eux-mêmes. Ces recherches ont donné d'intéressants résultats; mais il est difficile d'en apprécier exactement la valeur. Voici pourquoi : Toutes ces recherches s'appuient, bien entendu, sur l'application du même principe expérimental, la comparaison de l'état de repos avec l'état d'activité des organes. Or, s'il est facile de réaliser le premier terme de la comparaison, il en, est pas de même pour le second : il y a de très grandes difficultés à saisir les organes en état d'activité physiologique. On a tourné ces difficultés, en s'adressant, non aux organes en fonction normale et régulière, mais en état d'activité artificielle provoquée par l'excitation électrique des nerfs, tantôt pendant la vie, tantôt et le plus souvent immédiatement après la mort. L'artifice est ingénieux. Mais la probabilité de son efficacité ne peut guère être établie qu'en démontrant que, sur un point au moins, les résultats donnés par le jeu artificiel des organes sont identiques à ceux du jeu naturel. De plus, il y a des faits de première importance qui ne peuvent être étudiés que dans les conditions mêmes de la véritable activité physiologique des organes, et les faits dont nous avions à nous occuper sont justement dans ce cas.

» Ces considérations nous ont déterminés à recourir, malgré les difficultés qu'elles présentent, aux expériences propres à nous donner pleine satisfaction. Nous nous sommes adressés à deux fonctions naturelles, s'excerçant simultanément, la mastication et l'insalivation, fonctions qu'il est loisible de rovoquer ou de faire cesser à volonté, en offrant ou en retirant les aliments aux animaux. Déjà, ce sont deux organes appartenant aux appareils préposés à ces fonctions qui nous ont permis de comparer les combustions organiques dans les muscles et les glandes en état d'inactivité. Ce sont ces mêmes organes, le muscle masséter et la glande parotide, qui vont nous servir à étudier la calorification pendant le travail physiologique comparativement à l'état de repos. Encore moins que les précédentes, les expériences nécessaires à cette étude seraient possibles sur les petits animaux. Nous nous sommes servis surtout du cheval, parfois de la

vache. Le cheval se prête très bien à ces expériences; il n'est point troublé dans son repas et il ne perd pas un coup de dent pendant les opérations nécessaires à l'extraction des humeurs à analyser. N'empêche que le succès de ces opérations ne soit soumis à certains aléas. Mais, avec beaucoup d'exercice et de patience, nous avons réussi à obtenir, dans des conditions de parfaite exactitude, tous les faits dont nous avions besoin. Aussi, sommes-nous en mesure de présenter avec confiance cette étude, la première qui ait été faite, des combustions organiques pendant le travail vraiment physiologique des organes. Elle nous a permis de déterminer l'influence que ce travail physiologique exerce sur les rapports constatés, pendant le repos des organes, entre les combustions organiques et la consommation de la glycose. Voici la formule générale qui exprime la nature de cette influence.

Pendant le travail qui s'accomplit dans les organes en état d'activité physiologique, la quantité de glycose qui disparaît dans le système capillaire devient plus considérable; elle est proportionnée à la suractivité des combustions excitées par la mise en jeu des organes, c'est-à-dire qu'il y a peu de sucre consommé en plus dans les organes où ces combustions sont peu augmentées, comme dans les glandes, et qu'il y en a beaucoup dans les organes, comme les muscles, où la suractivité des combustions est grande.

» La démonstration de cette loi physiologique repose sur deux ordres d'expériences : les unes ayant pour but l'analyse comparative du sang avant et pendant l'exercice des organes; les autres, destinées à nous renseigner sur l'accélération que le fonctionnement des organes imprime à la circulation, c'est-à-dire sur l'augmentation qui en résulte pour le débit du sang à travers les organes. Ce dernier point a une importance de premier ordre. En effet, pour indiquer avec exactitude l'influence que le travail exerce sur les combustions organiques, il ne suffit pas de déterminer les quantités d'oxygène, d'acide carbonique, de sucre, etc., contenues dans le sang artériel et dans le sang veineux, d'une part pendant l'état de repos des organes, d'autre part pendant l'état d'activité. Il est encore indispensable que l'on con-

naisse la quantité relative du sang qui traverse ces organes, en un temps donné, dans l'un et l'autre état. La comparaison entre ces deux états n'est possible qu'à la condition qu'on tienne compte, aussi exactement que possible, des différences qu'ils introduisent dans l'activité circulatoire. Supposons, par exemple, que 1000 grammes de sang perdent, en traversant le muscle masséter à l'état de repos, 100 centimètres cubes d'oxygène, et 80 centimètres cubes seulement dans l'état d'activité. En ne considérant que ces résultats de l'analyse quantitative, on arriverait à conclure que l'absorption d'oxygène est plus forte pendant l'état de repos que pendant l'état d'activité. Mais il en va tout autrement si on les rectifie, ou plutôt si on les complète, en introduisant dans le calcul les éléments fournis par la comparaison de l'activité circulatoire. Supposons en effet que, dans un temps donné, il passe à travers le muscle masséter deux fois plus de sang pendant la mastication; pour comparer la quantité d'oxygène qui est absorbée alors dans les vaisseaux capillaires avec celle qui l'est pendant l'état de repos du muscle, on devra multiplier le chiffre 80 par 2, et l'on obtiendra, au lieu du rapport $\frac{100}{80}$, celui de $\frac{100}{160}$.

» Donc il importait de déterminer tout d'abord la suractivité imprimée par le travail à la circulation dans les deux organes choisis pour l'expérimentation : le masséter et la glande parotide. En appliquant le procédé, très suffisamment exact, qui consiste à ouvrir une veine émergente et à recueillir le sang qui s'en écoule dans un temps donné, nous avons constaté que, pendant le fonctionnement physiologique des deux organes susnommés, il passe, à travers leur substance, à peu près trois fois plus de sang que pendant l'état de repos. Il en résulte que les chiffres donnés par les analyses pour l'acide carbonique produit, l'oxygène absorbé, la glycose disparue, dans les organes en activité, doivent être multipliés par 3, si l'on veut obtenir les éléments d'une comparaison exacte.

» Avec les appareils hémodromographiques appliqués à la jugulaire ou à la carotide, on obtient une différence un peu moins forte. Ces appareils n'indiquent souvent qu'une activité deux fois et demie plus grande imprimée à la circulation

pendant que l'animal prend son repas. Mais il faut remarquer que le département irrigué par la carotide ne comprend pas que les organes de la mastication et de l'insalivation; il y en a d'autres où il ne doit se manifester aucune suractivité notable dans le débit du sang.

» Ceci posé, il va être facile d'établir la comparaison qui permettra de s'assurer si, dans les capillaires, l'accroissement de la consommation de sucre marche avec l'accroissement des combustions, pendant le travail des organes.

» Commençons par montrer ce qui arrive dans les muscles. Nous allons d'abord donner les résultats de trois expériences (1), ayant pour but de comparer l'activité des combustions dans le muscle masséter, avant et pendant le repas. Comme dans notre étude sur la calorification dans les organes à l'état de repos, l'activité des combustions a été appréciée par la quantité d'oxygène qui disparaît et la quantité d'acide carbonique qui est produite pendant le passage du sang des artères dans les veines; de plus, pour assurer l'exactitude de la détermination de ces quantités, on a toujours eu soin de faire simultanément les prises de sang artériel et de sang veineux destinées à l'analyse.

» Le tableau suivant fait bien ressortir les résultats et les enseignements de cette analyse :

Combustions musculaires.

Expériences.		Volume des gaz contenus dans 100 cc. de sang.				Différences indiquant l'activité des combustions.
N° 1.		Vol. tot.	CO^2.	O.	Az.	
		cc.	cc.	cc.	cc.	
Muscle en repos.	Sang artériel....	63,9	45,3	16,5	2,1	
	Sang veineux...	70,5	58,5	8,7	3,3	
	O absorbé.....					7,8
	CO^2 produit.....					13,2
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					21,0 × 1 = 21,0

(1) L'expérience 3 a été faite sur le même sujet que l'expérience 2. Pour le muscle au repos, on a reproduit purement et simplement les chiffres de cette expérience 2, un accident survenu pendant l'analyse n'ayant pas permis d'obtenir des résultats complets avec les gaz recueillis dans l'expérience 3. Mais il y a lieu de penser, d'après les ré-

Muscle en travail.	Sang artériel....	72,9	54,30	16,50	2,1	
	Sang veineux...	71,0	64,35	3,35	3,3	
	O absorbé..........					13,15
	CO^2 produit..........					10,05
	Activité relative des combustions d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					$23,20 \times 3 = 69,6$

N° 2.

Muscle en repos.	Sang artériel....	66,9	49,5	15,0	2,4	
	Sang veineux...	63,9	58,2	3,6	2,1	
	O absorbé.					11,4
	CO^2 produit..........					8,7
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					$20,1 \times 1 = 20,1$
Muscle en travail.	Sang artériel....	70,8	52,2	16,05	2,55	
	Sang veineux...	67,2	62,4	2,40	2,40	
	O absorbé..........					13,65
	CO^2 produit..........					10,20
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					$23,85 \times 3 = 71,55$

N° 3.

Muscle en repos.	Sang artériel....	66,9	49,5	15,0	2,4	
	Sang veineux...	63,9	58,2	3,6	2,1	
	O absorbé..........					11,4
	CO^2 produit..........					8,7
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					$20,1 \times 1 = 20,1$
Muscle en travail.	Sang artériel....	70,2	52,2	15,9	2,1	
	Sang veineux...	65,7	60,9	2,1	2,7	
	O absorbé..........					13,8
	CO^2 produit..........					8,7
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine...					$22,50 \times 3 = 67,5$

Rapport moyen de l'activité des combustions : $\frac{\text{Repos}}{\text{Travail}} = \frac{20,40}{69,55}$.

» D'après les chiffres de ce tableau, la quantité d'oxygène

sultats partiels obtenus avant l'accident, que la présente substitution ne présente pas d'inconvénient.

Dans les trois expériences, comme dans les suivantes, du reste, la prise de sang, pendant l'état d'activité du masséter, a été faite dix minutes après le début d'un repas d'avoine.

absorbé et d'acide carbonique produit, dans un temps donné est égale en moyenne à :

» 20,40 pendant le repos du muscle masséter;

» 69,55 pendant l'état d'activité de ce muscle.

» Autrement dit, l'activité des combustions est environ $3\frac{1}{2}$ fois plus grande dans le deuxième cas que dans le premier.

» Voyons maintenant ce qui concerne la consommation de la glycose au sein du même muscle masséter. Les résultats des analyses sont indiqué dans le tableau suivant :

Disparition du sucre pendant les combustions musculaires.

Expériences.		Glycose contenue dans 1000 gr. de sang artériel.	Glycose contenue dans 1000 gr. de sang veineux.	Glycose disparue dans les capillaires.
		gr.	gr.	gr.
Muscle en repos.	N° 1.....	1,025	0,871	0,154
	N° 2.....	0,905	0,866	0,039
	N° 3.....	1,085	0,915	0,170
			Moyenne.... ...	0,121 × 1 = 0,121
Muscle en travail.	N° 1 *bis*..	1,093	0,919	0,174
	N° 2 *bis*..	0,948	0,907	0,041
	N° 3 *bis*..	1,089	0,896	0,193
			Moyenne........	0,136 × 3 = 0,408

» Ainsi la quantité de glycose qui, dans un temps donné, disparaît du sang dans la traversée du muscle masséter est de :

» $0^{gr},121$ pendant l'état de repos;

» $0^{gr},408$ pendant l'état d'activité du muscle.

» Autrement dit, le masséter retient presque 3 fois 1/2 plus de sucre dans le deuxième cas que dans le premier.

» Il y a donc une relation étroite entre la perte du sang en sucre et l'accroissement des combustions pendant le fonctionnement physiologique du masséter.

» Nous pourrions citer d'autres séries d'expériences dont les résultats sont un peu plus complexes, mais tout aussi démonstratifs. Nous n'en parlerons pas quant à présent, car il est bon de n'appeler d'abord l'attention que sur des éléments simples. Il en sera question dans une autre partie de ce travail.

» La comparaison que nous allons poursuivre, en nous

adressant à la glande parotide, va renforcer encore la démonstration qui vient d'être donnée.

» Voici une importante expérience relative à la détermination des combustions glandulaires :

Combustions glandulaires.

		Volume des gaz contenus dans 100 cc. de sang.				Différences indiquant l'activité des combustions.
		Vol. tot.	CO^2.	O.	Az.	
		cc.	cc.	cc.	cc.	
Glande en repos.	Sang artériel.......	70,5	53,1	15,3	2,1	
	Sang veineux.....	69,0	55,2	11,4	2,4	
	O absorbé..............................					2,1
	CO^2 produit..............................					3,9
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine........					$6,0 \times 1 = 6,0$
Glande en travail.	Sang artériel.......	70,5	51,3	15,6	3,6	
	Sang veineux......	66,2	51,5	12,9	1,8	
	O absorbé..............................					2,7
	CO^2 produit..............................					0,2
	Activité relative des combustions, d'après la totalisation de O et CO^2 multipliés par le coefficient de l'irrigation sanguine........					$2,9 \times 3 = 8,7$

» C'est la seule expérience complète qu'il nous ait été donné de réussir parfaitement. Les difficultés opératoires se doublent ici de celles qui sont créées par le bon plaisir de l'animal. Il faut, pour qu'une parotide fonctionne activement que l'animal mâche du côté de cette parotide; or il arrive trop souvent que le sujet se met à mâcher du côté opposé à celui qui est préparé pour les extractions de sang.

» On voit, d'après les chiffres du tableau, combien peu les combustions sont activées par l'état d'activité de la glande parotide. La supériorité sur l'état de repos est représentée par le rapport $\frac{87}{60}$, c'est-à-dire que les combustions n'augmentent pas de moitié pendant que la glande parotide est en état de sécrétion active.

» C'est à peu de chose près le cas de la destruction de la glycose comme l'indique l'expérience suivante, qui a été aussi parfaitement réussie, et où l'on a trouvé, comme rapport entre les deux états de la glande, $\frac{90}{70}$.

Disparition du sucre pendant les combustions glandulaires.

	Glycose contenue dans 1000 gr. de sang artériel.	Glycose contenue dans 1000 gr. de sang veineux.	Glycose disparue dans les capillaires.
Glande en repos..	0gr,936	0gr,929	0gr,007 × 1 = 0gr,007
Glande en travail.	0gr,980	0gr,977	0gr,003 × 3 = 0gr,009

» Cinq autres expériences, moins réussies en ce sens qu'il n'est pas possible de répondre de la réalisation exacte des conditions d'extraction du sang imposées pour rendre les résultats comparables, ont donné les chiffres moyens suivants :

	Glycose du sang artériel.	Glycose du sang veineux.	Glycose disparue.
Glande en repos..	0gr,828	0gr,785	0gr,043 × 1 = 0gr,043
Glande en travail.	0gr,841	0gr,826	0gr,015 × 3 = 0gr,045

» En somme, dans les glandes comme dans les muscles, on voit le travail des organes activer la destruction de la glycose proportionnellement à la suractivité des combustions dont ils sont le siège. Là où le travail n'entraîne qu'une faible transformation d'énergie et où les combustions s'activent à peine, il y a à peine augmentation du sucre consommé. Là où le travail s'accompagne d'une suractivité considérable des combustions, la disparition du sucre devient également considérable. Accord parfait, comme on le voit, avec tous les faits exposés précédemment, pour montrer le rôle important joué par la glycose dans la production de la chaleur et du travail.

TROISIÈME ET DERNIÈRE ÉTUDE. — *Ébauche d'une détermination absolue de la proportion dans laquelle la combustion de la glycose concourt à la production de la chaleur et du travail. Rôle du foie. Conclusions* (1).

» Nous avons suffisamment démontré que des rapports étroits unissent la glycogénie à la production de la chaleur et du travail. Cette démonstration a été empruntée à des com-

(1) *Comptes rendus*, t. CIII, 13 décembre 1886.

paraisons entre les organes qui produisent beaucoup de chaleur et de travail et ceux qui en produisent peu, ainsi qu'à d'autres comparaisons entre l'état de repos et l'état de fonctionnement physiologique de ces deux catégories d'organes. En somme, dans ces comparaisons, ce ne sont que des activités *relatives* qui ont été déterminées, en faisant la somme de l'oxygène absorbé et de l'acide carbonique produit, dans les combustions, pour compenser empiriquement les erreurs possibles provenant du fait de l'asymétrie (dont les lois ne sont pas encore bien connues) entre l'absorption d'oxygène et l'excrétion d'acide carbonique.

» Il est désirable que ces mesures *relatives* se transforment en déterminations *absolues*. Celles-ci sont, du reste, nécessaires pour apprécier, avec une approximation suffisante, la part prise à la calorification par les combustibles autres que la glycose. Nous avons l'intention de demander ces déterminations à des expériences nouvelles, qui ont besoin d'être et que nous chercherons à rendre encore plus rigoureuses que celles de la présente étude, et qui porteront, non seulement sur la glycose, mais encore sur les graisses et les matières azotées. Mais déjà on peut, avec les analyses effectuées, arriver à des données assez satisfaisantes. C'est ce que nous allons prouver tout à l'heure. Pour y aider, il nous faut donner quelques explications préalables.

» Quand on étudie la distribution topographique de la glycose et du glycogène, dans l'économie animale, chez les sujets en état d'abstinence, on remarque que la glycose existe dans toutes les humeurs nutritives, sang, lymphe. Les tissus, sauf celui du foie, n'en renferment jamais; et encore, en ce qui concerne le foie, est-il possible de soutenir que, pendant la vie, la glycose qui s'y forme ne s'y accumule pas, entraînée qu'elle est, d'une manière incessante, par le torrent sanguin? Pour le glycogène, c'est l'inverse; on n'en trouve point dans le sang; il n'existe que dans les tissus hépatique et musculaire.

» On connaît l'origine et le rôle du glycogène du foie. D'où vient et à quoi sert celui du muscle? Depuis la découverte du glycogène musculaire (A. Sanson, 1857), les physiologistes s'en sont beaucoup occupés. Parmi les faits inté-

ressants qu'ils ont constatés, il faut citer celui-ci : la tétanisation plus ou moins prolongée fait perdre du glycogène aux muscles (Nasse, 1869 ; Weiss, 1871, etc.). Nous avons observé, de notre côté, que le travail physiologique, pendant le fonctionnement normal et naturel des muscles, agit de la même manière que le travail artificiel provoqué par l'excitation électrique des nerfs moteurs. Ainsi, en analysant deux fragments musculaires, enlevés chez le même animal, l'un au masséter gauche, en repos depuis longtemps, l'autre au masséter droit, après une demi-heure de mastication, nous avons trouvé :

	Glycogène pour 1000 gr. de muscle.
Dans le muscle au repos......	1gr,774
Dans le muscle mis en action.................	1gr,396

« Une autre expérience, faite sur un cheval très amaigri, et dans laquelle la mastication n'a été prolongée que pendant un quart d'heure, a donné les résultats suivants :

	Glycogène pour 1000 gr. de muscle.
Muscle au repos..........................	0gr,484
Muscle en action..........................	0gr,314

« D'un autre côté, on a démontré (Ranke, Nasse) que la tétanisation prolongée, en diminuant le glycogène dans le tissu musculaire, y fait apparaître des quantités appréciables de glycose.

» Enfin il est nécessaire de rappeler cet autre fait, que, chez les animaux soumis à une abstinence prolongée, les muscles conservent leur aptitude à produire du travail assez longtemps après que le glycogène a complètement disparu de leur substance (Luchsinger).

« Pour édifier une théorie générale du mode d'utilisation de la glycose enlevée au sang dans les capillaires, il faut tenir compte des faits qui viennent d'être rappelés. On arrive à une systématisation satisfaisante, en admettant que la glycose qui disparaît des capillaires en sort, avec l'oxygène, pour être transformée plus ou moins directement en eau et acide

carbonique, au sein des tissus, et cela dans tous les organes. les muscles compris. Seulement, il y a, pour ces derniers organes, un acte supplémentaire. Comme ce sont les principaux agents de la calorification, comme cette fonction générale tient entièrement et directement sous sa dépendance la fonction spéciale qui leur est dévolue, l'exercice de cette double action est garanti par la provision de glycogène que contiennent les muscles. Ils sont mis ainsi à l'abri des disettes ou insuffisances possibles de combustible, c'est-à-dire de glycose, dans les moments où le travail doit devenir plus pressant et plus actif. Cette provision de glycogène, comparable à la provision d'électricité des accumulateurs, est faite pendant le repos musculaire : une partie seulement de la glycose qui disparaît alors dans les capillaires est consacrée aux combustions ; l'autre, en se déshydratant, se transforme en glycogène musculaire, c'est-à-dire en combustible de réserve. Mais, pendant le travail, celui-ci s'hydrate de nouveau et redevient glycose pour être brûlé sous cette forme en même temps que la glycose issue directement du sang.

» Ces considérations permettent d'entreprendre maintenant, à l'aide des analyses de la deuxième étude (p. 246), les calculs qui nous fourniront une première ébauche de la statique de la calorification au sein des tissus.

» *A l'état de repos* du masséter, 1000^{cc} de sang, traversant le muscle dans un temps donné perdent 115^{mgr} de glycose contenant 41^{mgr},8 de carbone, que nous supposerons complètement brûlés et transformés en acide carbonique. Cette combustion de carbone exige 111^{mgr},48 d'oxygène. Or il en disparaît du sang 145^{mgr}. Il reste donc disponibles pour les autres combustions environ 34^{mgr} d'oxygène. Mais ce chiffre de 34^{mgr} doit être relevé, car tout le sucre qui disparaît du sang, pendant la période de repos musculaire, n'est pas employé de suite aux combustions ; il y en a une partie qui se fixe sur le tissu musculaire sous forme de glycogène.

» D'un autre côté, *à l'état d'activité*, *dans le même temps*, le muscle masséter est traversé par 3000^{cc} de sang qui perdent 388^{mgr} de glycose contenant 141^{mgr} de carbone, que nous

supposerons, comme ci-dessus, complètement brûlés et transformés directement en acide carbonique. Cette combustion de carbone exige $376^{mgr},23$ d'oxygène. Or il en disparaît du sang 577^{mgr}. Il en resterait donc, pour les autres combustions, environ 200^{mgr}. Mais ce reste considérable doit être notablement réduit, parce que la glycose disparue du sang, pendant l'état d'activité du muscle, ne représente pas toute la matière sucrée qui est brûlée. Il faut y ajouter celle qui provient directement du glycogène du muscle. Nous n'en connaissons pas la proportion exacte par rapport à la glycose fournie par le sang ; mais les chiffres signalés pour la perte du glycogène subie par le muscle, à la suite de sa mise en activité prouvent que cette proportion est assez élévée.

» Si donc on considère ce qui reste d'oxygène non absorbé par les combustions glycosiques, on voit qu'il faut majorer celui de l'état de repos, abaisser au contraire celui de l'état d'activité, en sorte que l'écart qui existe entre les deux restes tend à diminuer singulierement. D'où cette conséquence que l'oxygène employé aux combustions organiques est surtout pris par le carbone de la glycose, aussi bien pendant l'état d'activité des organes que pendant l'état de repos, et que celles de ces combustions qui sont alimentées par des matières autres que la glycose n'éprouvent, au moment du travail, qu'une médiocre suractivité.

» Il est à peine besoin de faire remarquer que ces résultats acquièrent une valeur pratique considérable, si on les rapproche du résultat des études relatives à l'influence du travail sur la formation de l'urée (Pettenkofer et Voit, surtout Fick et Wislicenus). Le même intérêt s'attache au rapprochement qu'on peut faire avec les études dont M. Boussingault a été le glorieux initiateur, sur les quantités respectives de substances azotées et de substances hydrocarbonées qui doivent entrer dans l'alimentation des animaux herbivores. L'intérêt devient encore plus grand quand, parmi ces derniers travaux, on considère plus particulièrement les recherches sur l'alimentation dans ses rapports avec la production du travail (Travaux de la station de Hohenheim, sous la

direction de Wolf,..., O. Kellener. Travaux de Müntz, de Grandeau et Leclerc).

» Un dernier enseignement reste à signaler. Il se dégage de nos études autre chose que la démonstration du rôle considérable rempli dans la production de la chaleur et du travail par cette glycose sanguine, qui se détruit incessamment au sein des capillaires de la circulation générale. Pour aller jusqu'au bout des conséquences de ces études, il faut admettre qu'aucune impulsion nouvelle donnée à la calorification, partant aucun travail mécanique, ne peut avoir lieu dans l'économie animale sans la participation, lointaine il est vrai, de la glande hépatique. C'est là peut-être le plus intéressant des points de vue sous lesquels on doit envisager la grande découverte de Cl. Bernard. Le foie est le collaborateur indirect des muscles dans l'exécution des mouvements : voilà une conséquence que l'on ne peut éviter, si vraiment il est paré à la destruction incessante de la glycose, source de l'énergie musculaire, par la réparation non moins incessante qui a son origine dans le foie et dont l'étude des animaux soumis à l'inanition démontre si bien l'existence.

» Le fait est réel : *la glande hépatique se met à fonctionner plus activement, en tant qu'organe glycogène, chaque fois qu'il se produit du travail quelque part dans l'économie.* Pour que cette influence soit démontrée, il suffit que, chez les animaux en état d'abstinence, le sang ne s'appauvrisse pas sensiblement en glycose, pendant l'exercice des mouvements qui entraînent la dépense d'un surcroît d'énergie, par conséquent, d'une plus grande quantité de glycose. Or non seulement cet appauvrissement ne se produit pas, mais il arrive le plus souvent qu'on observe le phénomène inverse lorsque le travail est localisé, comme c'est le cas pour la mastication.

» Que l'on consulte, en effet, dans la précédente étude, les tableaux relatifs à la disparition du sucre pendant les combustions organiques ; ils sont au nombre de trois ; tous montrent que la glycose est plus abondante dans le sang artériel pendant l'état d'activité des organes masticateurs (dix minutes après le début du repas), que pendant l'état de repos.

» Cl. Bernard avait déjà signalé une surexcitation de la fonction glycogénique du foie pendant la digestion. Mais il s'agit d'une surexcitation liée à l'exercice même de cette dernière fonction, à la présence des matériaux alimentaires que l'absorption intestinale introduit dans le système de la veine-porte. Dans notre cas, c'est tout autre chose. Le groupe d'organes sur lequel ont porté nos expériences et dont la mise en travail enrichit le sang en sucre, appartient, il est vrai, à l'appareil digestif; mais cet enrichissement, constaté dix minutes après le début du repas, survient bien avant toute intervention possible de la cause signalée ci-dessus. C'est l'effet même, la conséquence directe du travail accompli dans les organes masticateurs.

» Si la dépense d'énergie s'accroît considérablement, comme dans la course ou tout autre exercice violent et prolongé mettant en action presque tous les muscles de l'économie animale, la quantité de glycose diminue le plus souvent dans le sang, mais jamais en proportion de la dépense qui en est faite dans les capillaires.

» Qu'arrive-t-il quand cette intervention permanente du foie n'est plus en état de s'exercer? On le devine bien. *Tant que le foie fournit de la glycose au sang en suffisante quantité, l'animal continue à produire la quantité d'énergie actuelle nécessaire au travail des organes et à l'entretien de la température du corps. Que la fonction glycogénique se ralentisse, que la glycose disparaisse du sang des vaisseaux, et alors, les combustions organiques devenant rapidement languissantes, la mort arrive par arrêt de la calorification.* A elle seule, cette importante constatation aurait dû suffire à fixer l'opinion sur le rôle considérable de la glycose dans les actes calorifiques.

» C'est chez les animaux soumis à l'inanition que le fait se manifeste de la manière la plus significative, au moment où le corps épuisé ne peut plus fournir au foie les matériaux qui alimentent sa fabrique de glycogène et de sucre. Il y a trente ans que j'ai signalé ce fait, dans le Mémoire déjà cité, publié par le *Moniteur des hôpitaux*, après avoir été lu devant l'Académie de médecine, dans la séance du

30 septembre 1856. Voici en quels termes j'ai résumé les résultats de mes expériences sur cet important sujet, expériences qui ont porté sur un grand nombre d'animaux, des chevaux particulièrement.

» Chez les animaux privés absolument d'aliments, recevant de l'eau pure pour toute boisson, le sucre existe dans les fluides nourriciers tant que la température ne baisse pas sensiblement; et il existe en quantité à peu près égale, depuis le premier jusqu'au dernier jour de l'expérience (voir les chiffres pour le sang artériel et le sang veineux, dans les *Comptes rendus*, t. XLII, p. 1008; 1856). Aussitôt que survient le refroidissement signalé par Chossat, aux approches de la mort, le sucre disparaît du sang, comme de la lymphe. Si les animaux meurent sans se refroidir, ce qui arrive parfois accidentellement, la glycose se retrouve encore dans ces deux fluides.

» Cette relation remarquable entre la présence du sucre dans les humeurs nutritives et la température des animaux est un fait extrêmement important, dont je ne veux pas développer maintenant les conséquences. Elle ne manque jamais et est entièrement indépendante du temps que l'animal met à mourir.

» Aujourd'hui, il n'y a pas à hésiter sur l'adoption des conséquences de cette démonstration : ce sont précisément celles que le présent travail a pour but de développer.

» Nous arrêtons là nos études. Pour les débarrasser de toute complication, nous les avons établies sur des expériences dans lesquelles, les animaux étant soumis au jeûne, il n'y a eu à tenir aucun compte de l'alimentation.

» Dans ces conditions simples, on voit le foie fournir constamment de la glycose au sang (Cl. Bernard). Cette glycose, incessamment cédée aux organes dans les capillaires de la circulation générale (A. Chauveau), constitue le principal aliment des combustions organiques, sources de la chaleur animale et du travail musculaire, car cet aliment prend au sang la majeure partie de l'oxygène absorbé dans les capillaires; de plus, toutes les conditions qui modifient les combustions modifient dans le même sens la quantité de glycose consommée par les organes (A. Chauveau et Kaufmann).

» La production de la chaleur et du travail mécanique est si bien liée, dans l'économie animale, à la fonction glycogénique et à la combustion de la glycose, que le foie verse cette substance plus abondamment dans le sang quand un

ou plusieurs appareils d'organes fonctionnent activement (A. Chauveau et Kaufmann).

» A l'inverse, quand, à la limite extrême de l'abstinence prolongée, le foie ne reçoit plus, de l'économie épuisée, les matériaux nécessaires à l'exercice de la fonction glycogénique, le sucre disparaît complètement de la masse du sang, d'où arrêt des combustions, refroidissement, mort (A. Chauveau).

» Voilà les faits fondamentaux qui forment les conclusions définitives de notre travail. »

II

RELATIONS ENTRE LE TRAVAIL CHIMIQUE ET LE TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES (1).

1° *Expériences pour la détermination du coefficient de l'activité nutritive et respiratoire des muscles en repos et en travail* (2).

« Il n'y a pas de question plus importante, en physiologie générale, que l'étude des rapports existant entre le travail chimique et le travail mécanique des muscles, il n'y en a pas, non plus, où la pénurie de documents exacts se fasse plus fâcheusement sentir. Les expériences nouvelles dont il va être rendu compte ont eu pour but de procurer à la science quelques-uns de ces documents sur l'un des points les plus délicats de la question.

» Voici le problème que j'ai cherché à résoudre : *Déterminer, pour un poids donné de tissu musculaire vivant et pour toutes les conditions physiologiques normales et régulières de ce tissu : 1° la quantité de sang qui le traverse, dans l'unité de temps, pour alimenter sa nutrition ; 2° le poids de l'oxygène qu'absorbe ce tissu et de l'acide carbonique qu'il excrète dans la même unité de temps ; 3° celui des substances qui fournissent le carbone contenu dans ce dernier gaz* (3). En d'autres termes, les expériences qui vont être produites tendent à

(1) Avec la collaboration de M. Kaufmann.

(2) *Comptes rendus*, t. CIV, 25 avril 1887.

(3) J'ai négligé, pour le moment, à cause de leur moindre importance les autres matières entre lesquelles s'exercent les échanges nutritifs et respiratoires.

fixer l'activité spécifique des échanges intramusculaires, c'est-à-dire le coefficient de l'activité nutritive et respiratoire du tissu musculaire en repos et en travail.

» Il est bien entendu que le terme *respiratoire* est pris ici dans son acception physiologique la plus générale, celle qui étend le domaine de la respiration jusqu'aux échanges gazeux qui se passent dans l'intimité de tous nos tissus.

» Après bien des recherches et des tentatives infructueuses, j'ai trouvé, chez le cheval, un muscle qui se prête parfaitement aux expériences nécessaires à cette nouvelle détermination. C'est le *releveur propre de la lèvre supérieure*. Ce muscle est facilement accessible et doué de l'avantage d'entrer, à la volonté de l'opérateur, en état de repos ou d'activité physiologique, sa fonction étant intimement liée à l'exercice de la mastication. De plus, *très souvent*, l'émonctoire veineux du sang est unique, ce qui permet de recueillir *tout* le sang veineux qui sort du muscle et rien que ce sang musculaire à l'exclusion de tout autre. On peut donc peser le sang qui s'écoule de la veine dans un temps donné, l'analyser, le comparer au sang qui entre dans l'organe et rapporter au poids du muscle les résultats obtenus. Avec ces éléments, il est facile de calculer, pour *un gramme* de tissu musculaire et *une minute de temps*, l'activité spécifique ou les divers coefficients des échanges nutritifs et respiratoires qui se passent dans le muscle en repos et en travail.

» Les expériences que j'ai à citer sont au nombre de quatre Elles ont été faites sur des chevaux en bonne santé, de même taille, chez lesquels la conformation des dents et des lèvres permettait de supposer qu'au moment d'un repas d'avoine le travail du muscle releveur de la lèvre aurait la même valeur si les chevaux mangeaient avec le même appétit et la même avidité. Tous ces animaux étaient très maigres; mais l'un surtout, le n° 3, se distinguait particulièrement sous ce rapport; son muscle releveur de la lèvre supérieure était fort aminci, comme tous les autres muscles, du reste. Cette particularité nous a permis de faire une de nos plus intéressantes constatations.

» On a remarqué, pendant ces expériences, que les sujets

nos 1 et 2 quoique mangeant bien, ne mettaient pas au repas la même ardeur que les sujets nos 3 et 4. C'est à noter également pour l'appréciation du résultat des expériences.

» Première expérience. — Cette expérience a visé exclusivement la détermination du coefficient de l'irrigation sanguine. Elle a été faite sur un cheval d'une tranquillité parfaite, pris à l'écurie pendant son repas du matin pour être amené au laboratoire. Il mangeait posément sans gloutonnerie. On a agi successivement sur le muscle du côté gauche et celui du côté droit.

» a. *Poids du muscle gauche :* 22gr,30; *Poids du muscle droit :* 22gr,80.

» b. *Irrigation sanguine. Muscle gauche :*

		Sang recueilli en 5 minutes.		Coefficient de l'irrigation sanguine.	
		gr.		gr.	gr.
1. Repos..	1re prise....	14,15	Moyenne :	14,33	0,123
	2e —	13,33			
	3e —	15,50			
2. Travail.	4e —	62,50	Moyenne :	66,60	0,597
	5e —	70,70			

» c. *Irrigation sanguine. Muscle droit :*

		Sang recueilli en 5 minutes.		Coefficient de l'irrigation sanguine.	
		gr.		gr.	gr.
3. Repos..	1re prise...	6,12	Moyenne :	7,66	0,067
	2e — ...	7,77			
	3e — ...	9,08			
4. Travail.	4e — ...	68,70	Moyenne :	66,94	0,596
	5e — ...	67,18			
5. Repos..	6e — ...	11,15	Moyenne :	18,34	0,161
	7e — ...	13,05			
	8e — ...	26,00			
	9e — ...	22,80			
	10e — ...	18,70			
6. Travail.	11e — ...	65,70	Moyenne :	64,70	0,565
	12e — ...	63,70			

» Deuxième expérience. — Sur une jument difficile et méchante. Les difficultés ont été telles qu'on a dû plusieurs fois suspendre les opérations. On y a consacré deux jours. Le premier jour, le muscle d'un côté a fourni le sang nécessaire au calcul du coefficient de l'irrigation sanguine et à la détermination du sucre consommé. Encore n'a-t-on pu prendre qu'une fois le sang artériel. Le second jour, on a recueilli,

sur le muscle du côté opposé, le sang destiné à l'extraction des gaz.

» L'animal avait bon appétit et mangeait bien, mais sans se presser à aucun moment.

» a. *Poids des muscles :* 23gr,80 chacun.

» b. *Irrigation sanguine :*

		Sang recueilli en 5 minutes.	Coefficient de l'irrigation sanguine.	
		gr.	gr.	gr.
Repos..	1re prise..................	6,88	0,058	Moy. : 0,0843
	3e prise (10 minutes après travail très court).......	14,45	0,121	
	4e prise (1 heure après nouveau travail très court)..	8,77	0,073	
Travail.	2e prise (travail très court).	72,69	0,611	0,6110

» c. *Sucre du sang* (dans 1000gr) :

	Artère.	Veine.	Sucre absorbé par le muscle.
Repos................	1gr,975	1gr,904	0gr,071 (?)
Travail (début).......	»	1gr,860	0gr,115 (?)

» La seule prise de sang artériel qu'il ait été possible de faire sur cet animal difficile, pour le dosage du sucre, a été exécutée pendant l'état de repos, mais non pas au moment de la prise du sang veineux. C'est immédiatement après. Comme les deux prises de sang veineux, pendant les périodes de repos et de travail, se sont succédé assez rapidement, il y a quelques chances pour que la composition du sang artériel ne se soit pas modifiée beaucoup dans l'intervalle qui sépare ces deux prises de sang veineux. Aussi l'unique analyse de sang artériel peut-elle, dans une certaine mesure, être rapportée aux deux analyses de sang veineux.

» d. *Gaz du sang* (dans 100cc) :

		Artère.	Veine.	Gaz pris au sang par le muscle (O).	Gaz cédé au sang par le muscle (CO^2)
		cc.	cc.	cc.	cc.
Repos.....	Acide carbonique.	54,6	56,9	»	2,3
	Oxygène..........	11.1	7,0	4,1	»
	Azote.............	1,9	1,4	»	»
	Volume total...	67,6	65,3	»	»
Travail (très court).	Acide carbonique.	51,4	62,3	»	10,9
	Oxygène..........	11,7	3,1	8,6	»
	Azote.............	1,9	1,9	»	»
	Volume total...	65,0	67,3	»	»

» e. *Résultats du calcul de l'activité spécifique des échanges intramusculaires :*

	Repos. gr.	Travail. gr.
Coefficient de l'irrigation sanguine moyenne	0,08430000	0,61100000
Coefficient de l'absorption de l'oxygène	0,00000479	0,00007148
Coefficient de l'excrétion de l'acide carbonique	0,00000365	0,00012534
Coefficient de l'absorption de la glycose	0,00000598 (?)	0,00007026 (?)

» Troisième expérience. — Vieux cheval, de même taille que le précédent, bien portant, mais réduit à des muscles misérables par insuffisance d'alimentation. Parfaitement tranquille. Toutes les opérations se font rapidement avec sûreté et grande facilité. L'animal est pris dans l'écurie pendant son repas pour être amené au laboratoire.

» Il mange avec la plus grande avidité.

» a. *Poids du muscle :* 13gr.

» b. *Irrigation sanguine :*

	Sang recueilli en 5 minutes. gr.	Coefficient de l'irrigation sanguine. gr.
N° 1. Repos	24,30	0,374
N° 2. Travail court (3 minutes après n° 1).	81,45	1,235
N° 3. Repos (10 minutes après n° 2)	24,30	0,374

» c. *Gaz du sang* (dans 100cc) :

		Artère. cc.	Veine. cc.	Gaz pris au sang par le muscle (O). cc.	Gaz cédé au sang par le muscle (CO^2). cc.
Repos	Acide carbonique	60,14	61,80	»	1,66
	Oxygène	12,20	9,90	2,30	»
	Azote	1,40	1,40	»	»
	Volume total des gaz.	73,74	73,10	»	»
Travail très court.	Acide carbonique	53,95	69,00	»	15,05 (1)
	Oxygène	13,14	1,30	11,84	»
	Azote	2,16	1,70	»	»
	Volume total des gaz.	69,25	72,00	»	»

» d. *Sucre du sang* (dans 1000gr) :

	Artère.	Veine.	Sucre absorbé par le muscle.
Repos	1gr,738	1gr,568	0gr,170
Travail (début)	1gr,830	1gr,652	0gr,178

(1) Chiffre peut-être un peu trop fort. On peut se demander, en effet, si l'extraction de l'acide carbonique a été poussée aussi loin dans le sang artériel que dans le sang veineux, malgré toutes les précautions prises pour identifier les conditions de l'extraction.

» e. *Résultats du calcul de l'activité spécifique des échanges intramusculaires :*

	Repos. gr.	Travail. gr.
Coefficient de l'irrigation sanguine moyenne	0,37400000	1,25300000
Coefficient de l'absorption de l'oxygène	0,00001167	0,00020190
Coefficient de l'excrétion de l'acide carbonique	0,00001168	0,00035488 (?)
Coefficient de l'absorption de la glycose	0,00006358	0,00022303

» Les deux coefficients de l'irrigation sanguine paraissent bien élevés dans cette expérience. Il était facile de prévoir, quand on a mesuré le débit du sang, qu'il donnerait ces gros chiffres. Aussi a-t-on vérifié avec le plus grand soin l'état des vaisseaux du muscle. Nous pouvons affirmer que le sang recueilli provenait exclusivement de celui-ci. On comprend, du reste, que le muscle faisant, quoique d'un poids très faible, le même travail que s'il était bien nourri, l'activité nutritive et respiratoire spécifique devait y être relativement élevée.

» Quatrième expérience. — Vieux cheval maigre, de la taille des deux précédents, encore solide, tranquille. A jeun depuis environ six heures quand on commence les opérations, pour lesquelles on choisit le côté droit de l'animal. Le sujet mange très avidement.

» Expérience faite dans les meilleures conditions.

» a. *Poids du muscle :* 21gr.

» b. *Irrigation sanguine :*

	Sang recueilli en 5 minutes. gr.	Coefficient de l'irrigation sanguine. gr.	gr.
N° 1. Repos	14,60	0,139	Moyenne : 0,142
N° 3. Repos (5 minutes après cessation du travail)	15,10	0,144	
N° 2. Travail court (3 minutes après n° 1)	100,00	0,952	0,952

» c. *Gaz du sang* (dans 100cc) :

		Artère. cc.	Veine. cc.	Gaz pris au sang par le muscle (O). cc.	Gaz cédé au sang par le muscle (CO^2). cc.
Repos	Acide carbonique	51,10	53,04	»	1,94
	Oxygène	13,14	10,97	2,17	»
	Azote	2,00	1,39	»	»
	Volume total du gaz	66,24	65,40	»	»
Travail (début)	Acide carbonique	48,55	62,90	»	14,35 (1)
	Oxygène	13,30	1,80	11,50	»
	Azote	1,85	1,70	»	»
	Volume total du gaz	63,70	66,40	»	»

(1) Même remarque que pour le chiffre analogue de l'expérience précédente.

» d. *Sucre du sang* (dans 1000^{cc}) :

	Artère.	Veine.	Sucre absorbé par le muscle.
Repos................	2^{gr},352	2^{gr},072	0^{gr},280 (?)
Travail (début).......	2^{gr},105	1^{gr},970	0^{gr},135

» Un accident a empêché d'utiliser, pour le dosage du sucre absorbé pendant le repos du muscle, le sang artériel recueilli en même temps que le sang veineux. On a dû faire, *après*, une nouvelle prise de sang artériel dans des conditions qu'on ne peut pas affirmer être exactement comparables à celles de la prise du sang veineux correspondant.

» e. *Résultats du calcul de l'activité spécifique des échanges intramusculaires :*

	Repos. gr.	Travail. gr.
Coefficient de l'irrigation sanguine moyenne	0,14200000	0,95200000
Coefficient de l'absorption de l'oxygène.............................	0,00000419	0,00014899
Coefficient de l'excrétion de l'acide carbonique	0,00000518	0,00025709
Coefficient de l'absorption de la glycose	0,00003976 (?)	0 00012852

» Les faits généraux qu'on peut tirer des quatre expériences qui viennent d'être racontées sont assez importants pour exiger une discussion et une exposition spéciales.

2° *Conséquences physiologiques de la détermination de l'activité spécifique des échanges ou du coefficient de l'activité nutritive et respiratoire, dans les muscles en repos et en travail* (1).

» Les expériences à l'aide desquelles ont été déterminés les coefficients qui donnent la mesure de l'activité spécifique des échanges nutritifs et respiratoires, dans le muscle releveur propre de la lèvre supérieure en repos et en travail, chez le cheval (p. 263), ne sont que la première ébauche d'une étude longue et difficile. Néanmoins, il est peu probable que la signification générale des résultats principaux que ces expériences ont donnés soit notablement modifiée par les

(1) *Comptes rendus*, t. CIV, 16 mai 1887.

recherches ultérieures. Ce qui me le fait penser, c'est que ces résultats montrent une tendance générale à témoigner dans le même sens. Aussi importe-t-il d'exposer dès maintenant les conclusions provisoires qu'on peut tirer de ces expériences, absolument comme si elles ne présentaient aucune imperfection. Ces conclusions auront tout au moins l'avantage de servir de base et de direction pour de nouveaux travaux.

» Le résumé et l'enseignement des faits vont d'abord être présentés dans une série de tableaux. On ne se méprendra pas sur l'apparente précision des chiffres qu'ils contiennent. Je les cite tels que le calcul les a donnés. La véritable précision consistera à y substituer des nombres ronds, quand les expériences auront été suffisamment variées et multipliées. J'eusse de beaucoup préféré donner de suite ces nombres fermes. Malheureusement, je ne suis pas maître du moment où je puis faire mes expériences. Privé, à Paris, de tout moyen de travail, je suis dans la nécessité, pour poursuivre mes recherches, d'aller retrouver à Lyon mes anciens laboratoires.

A. — Tableau de l'activité nutritive et respiratoire, rapportée à 1 gramme de tissu musculaire et une minute de temps, dans le muscle releveur de la lèvre supérieure du cheval.

NUMÉROS des expériences.	POIDS du muscle.	IRRIGATION sanguine.		OXYGÈNE absorbé par le muscle.		ACIDE CARBONIQUE exhalé par le muscle (?).		SUCRE absorbé par le muscle.	
		Repos.	Travail.	Repos.	Travail.	Repos.	Travail.	Repos.	Travail.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	g,.
1.........	22,55	0,115	(—)0,586						
2..... ...	23,80	0,084	(—)0,611	0,00000479	0,00007148	0,00000365	0,00012534	0,00000598 (?)	0,08007026 (?)
3...... ..	13,00	0,374	(+)1,253	0,00001167	0,00020190	0,00001168	0,00035488	0,00006358	0,00022303
4.........	21,00	0,142	(+)0,952	0,00000419	0,00014899	0,00000518	0,00025709	0,00003976 (?)	0,00012852
Moyennes.	......	0,174	0,850	0,00000688	0,00014079	0,00000684	0,00024577	0,00003644	0,00014027

Le signe (—) indique une activité modérée et le signe (+) une activité énergique du muscle pendant le travail.
Le signe (?) veut dire que le coefficient en regard duquel il est placé a été établi d'après des documents dont on n'est pas sûr.

B. — **Tableau de l'activité nutritive et respiratoire du muscle releveur de la lèvre supérieure pendant une minute. — Rapport de l'oxygène pris au sang par le muscle à l'oxygène contenu dans l'acide carbonique pris au muscle par le sang.**

CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DU MUSCLE.		POIDS du muscle.	POIDS du sang qui traverse le muscle.	POIDS de l'oxygène cédé par le sang au muscle.	POIDS de l'oxygène contenu dans l'acide carbonique cédé au sang par le muscle.	DIFFÉRENCE entre l'oxygène pris et l'oxygène cédé par le muscle.	POIDS de l'oxygène nécessaire à la combustion du carbone de la glycose cédée au muscle par le sang.
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Travail.	N° 2. Fonctionnement modéré	23,8	14,54	0,00170122	0,00216960	—0,00046838	0,00162152
	N° 3. Fonctionnement actif	13,0	16,29	0,00262470	0,00335535	—0,00073065	0,00281151
	N° 4. Fonctionnement actif	21,0	20,00	0,00312879	0,00392661	—0,00079782	0,00261714
	Moyennes	....	16,94	0,00248490	0,00315052	—0,00066562	0,00235005
Repos..	N° 2. Inactivité en apparence complète	23,8	2,01	0,00011400	0,00006318	+0,00005082	0,00013800
	N° 3. Inactivité en apparence complète	13,0	4,86	0,00015210	0,00011043	+0,00004167	0,00080149
	N° 4. Inactivité en apparence complète	21,0	2,97	0,00008799	0,00007911	+0,00000888	0,00080966
	Moyennes	....	3,25	0,00011803	0,00008424	+0,00003379	0,00058305

C. — **Tableau de l'activité nutritive et respiratoire du muscle releveur propre de la lèvre supérieure pendant une minute. — Rapport du carbone cédé par le muscle au sang sous forme d'acide carbonique à celui que le muscle prend au sang sous forme de glycose.**

CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DU MUSCLE.		POIDS du muscle.	POIDS du sang qui traverse le muscle.	ACIDE carbonique pris par le sang dans son passage à travers le muscle.	GLYCOSE cédée par le sang dans son passage à travers le muscle.	CARBONE contenu dans l'acide carbonique.	CARBONE contenu dans la glycose.	DIFFÉRENCE entre le carbone cédé et le carbone pris par le muscle.
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Travail.	N° 2. Fonctionnement modéré	23,8	14,54	0,00298309	0,00167218	0,00081349	0,00060800	+0,00020549
	N° 3. Fonctionnement actif	13,0	16,29	0,00461344	0,00289939	0,00125808	0,00105421	+0,00020387
	N° 4. Fonctionnement actif	21,0	20,00	0,00539889	0,00269892	0,00147228	0,00098133	+0,00049095
	Moyennes... ...	....	16,94	0,00433181	0,00242349	0,00118128	0,00088118	+0,00030610
Repos..	N° 2. Inactivité en apparence complète...	23,8	2,01	0,00008687	0,00014232	0,00002368	0,00005174	—0,00002806
	N° 3. Inactivité en apparence complète...	13,0	4,86	0,00015184	0,00082654	0,00004141	0,00030053	—0,00025912
	N° 4. Inactivité en apparence complète...	21,0	2,97	0,00010878	0,00083496	0,00002967	0,00030359	—0,00027392
	Moyennes.......	....	3,25	0,00011589	0,00060127	0,00003160	0,00021862	—0,00018702

D. — Tableau de l'activité nutritive et respiratoire du muscle releveur propre de la lèvre supérieure pendant une minute. — Variations de l'irrigation sanguine dans une paire de muscles (première expérience) du poids moyen de 22gr,55 chacun, pendant des périodes alternatives de repos et de travail.

POIDS DU SANG QUI TRAVERSE LE MUSCLE EN REPOS.				POIDS DU SANG QUI TRAVERSE LE MUSCLE EN TRAVAIL.			
		gr.	gr.			gr.	gr.
1re période...	N° 1...	2,83	Moyenne : 2,86	2e période....	N° 1.......	12,50	Moyenne : 13,32
	N° 2........	2,66			N° 2.......	14,14	
	N° 3........	3,10					
3e période (Tranquillité parfaite, somnolence).	N° 1........	1,22	Moyenne : 1,53	4e période....	N° 1.	13,74	Moyenne : 13.57
	N° 2........	1,55			N° 2.......	13,40	
	N° 3........	1,81					
5e période....	N° 1........	2,23	Moyenne : 3,67	6e période....	N° 1..... .	13,14	Moyenne : 12,94
	N° 2........	2,61			N° 2.......	12,74	
	N° 3........	5,20					
	N° 4........	4,56					
	N° 5........	3.74					
Moyenne d'ensemble..................			2,68	Moyenne d'ensemble..................			13,27

» Extrayons de ces tableaux les conclusions qu'entraînent les renseignements qui y sont contenus, en les supposant tous parfaitement exacts, ce qui est sûr seulement pour ceux qui concernent l'irrigation sanguine et l'absorption de l'oxygène par le muscle.

» A. *Relativement à l'activité circulatoire pendant le travail.* — 1° La quantité de sang qui passe dans *une minute* à travers le tissu musculaire en état d'activité équivaut, en moyenne, à 0,850 du poids du muscle, chez les sujets amaigris, dont les muscles ont une faible masse.

» 2° Ce coefficient peut subir des oscillations régulières commandées par les conditions physiologiques : il croît et décroît avec l'activité fonctionnelle des muscles.

» 3° Dans un même muscle accomplissant le même travail, le coefficient de l'irrigation sanguine est sensiblement constant.

» 4° Il est aussi sensiblement le même sur les sujets différents dont les muscles ont le même poids et exécutent le même travail.

» Si les muscles qui accomplissent le même travail, sur deux sujets différents n'ont pas le même poids, de grandes différences s'observent dans l'activité circulatoire spécifique; elle s'élève considérablement dans le muscle du poids le plus faible. En sorte que, pour un même travail accompli, l'irrigation sanguine spécifique tend à être inversement proportionnelle au poids des muscles qui exécutent le travail. Autrement dit, la même somme de travail exige la même quantité de sang pour l'irrigation nutritive et respiratoire des muscles, quelle que soit la masse de ceux-ci.

» A. *Relativement à l'activité circulatoire pendant l'état de repos.* — 1° La quantité de sang qui passe dans *une minute* à travers le tissu musculaire en état d'inactivité équivaut, en moyenne, à 0,175 du poids du muscle chez les sujets amaigris. La circulation est donc près de cinq fois moins active que pendant le travail (1).

(1) Les expériences antérieures sur une des veines du muscle masséter avaient indiqué, pour l'activité de la circulation pendant le travail

» 2° Contrairement à ce qui a lieu quand le muscle travaille, le coefficient de l'activité de la circulation varie singulièrement pendant le repos, non seulement d'un sujet à un autre, mais encore sur le même sujet, comme le montre très clairement le tableau D. Tandis que les variations de cette activité circulatoire ne vont que de 12,50 à 14,14 dans l'état de travail, elles peuvent s'étendre de 1,22 à 5,20 dans l'état de repos, chez le même animal.

» 3° En raison de ces variations, il est difficile, peut-être impossible, de déterminer le véritable coefficient moyen de l'irrigation sanguine pendant le repos. Le chiffre 0,175, donné plus haut, ne vaut que pour les quelques cas spéciaux que l'on a rapprochés et comparés. Il est sans doute beaucoup trop fort. Comme le temps de repos complet, pendant lequel l'activité circulatoire est à son minimum, l'emporte de beaucoup en durée sur les autres périodes de repos, celles qui suivent plus ou moins immédiatement les périodes de travail, il y a lieu, selon toutes probalités, d'abaisser considérablement le chiffre ci-dessus.

» C. *Relativement à l'absorption de l'oxygène apporté au muscle par le sang pendant le travail.* — 1° La quantité d'oxygène que le sang abandonne, en *une minute*, au tissu musculaire pendant le travail équivaut, en moyenne, à 0,00014100 du poids du muscle, chez les sujets amaigris.

et le repos, une différence beaucoup moins grande, $\frac{3}{1}$. Il faut dire que le muscle releveur propre de la lèvre supérieure, sur lequel ont porté les expériences nouvelles, est plus complètement relâché que le masséter pendant le repos. Il faut dire aussi que le releveur se contracte plus souvent et fait probablement plus de travail par rapport à sa masse. D'autre part, les conditions d'exactitude ne sont pas aussi complètement réalisées, quand on agit sur la veine du masséter, à cause de la multiplicité des voies de dérivation du sang existant dans ce dernier muscle. Ajoutons ceci : dans le cas où la veine du masséter n'est pas liée et ou le sang que l'on veut peser ou analyser est recueilli par simple ponction du vaisseau près de son embouchure dans la jugulaire, le voisinage de celle-ci expose à des erreurs, à cause du mélange possible du sang des deux vaisseaux.

C'est sans doute aux mêmes causes qu'il faut attribuer également l'énorme supériorité du rapport de l'oxygène absorbé pendant le travail à celui qui l'est pendant le repos, dans le cas des expériences actuelles.

» 2° Comme celui de l'irrigation sanguine, ce coefficient croît ou décroît avec l'activité fonctionnelle du tissu musculaire et tend à prendre une valeur inversement proportionnelle au poids des muscles lorsque ceux-ci font le même travail.

» 3° La quantité d'oxygène contenu dans l'acide carbonique que le sang prend au muscle est supérieure à celle que celui-ci reçoit de celui-là. Le rapport moyen de ces deux quantités est 1,223. Ainsi, d'après les nouvelles expériences sur le muscle releveur propre de la lèvre supérieure la quantité, relativement considérable, d'oxygène absorbé par le muscle pendant le travail est insuffisante pour alimenter les combustions organiques, même réduites à celles du carbone contenu dans l'acide carbonique excrété; ce qui supposerait un emmagasinement d'oxygène pendant le repos du muscle, s'il était possible de compter sur l'exactitude de la détermination de l'acide carbonique du sang.

» 4° Comparé à la quantité d'oxygène nécessaire à la combustion du carbone contenu dans la glycose prise par le muscle au sang, pendant le travail, l'oxygène cédé au muscle par le sang présente un léger excédent. Le rapport est 1,057.

» D. *Relativement à l'absorption de l'oxygène apporté au muscle par le sang dans l'état de repos.* — 1° La quantité d'oxygène que le sang abandonne, en *une minute*, au tissu musculaire pendant le repos équivaut, en moyenne, à 0,00000690 du poids du muscle, c'est-à-dire que l'absorption d'oxygène par le muscle en repos s'est montrée, dans les nouvelles expériences, vingt et une fois moins active que dans le mu l e en travail.

» 2° Cette différence énorme d'activité entre l'état de repos et l'état de travail s'accentue encore quand on compare ces deux états au point de vue de la production d'acide carbonique; mais cette accentuation peut fort bien n'être que le résultat des difficultés que présente la détermination rigoureusement exacte de l'acide carbonique du sang.

» 3° A l'inverse de ce qui arrive pendant le travail, tout l'oxygène absorbé par le muscle en repos ne se retrouve pas

dans l'acide carbonique excrété par le muscle. L'excédent, pour la durée d'une minute, équivaut, en moyene, à 0,00000190 du poids du muscle. C'est cet excédent qui alimente l'emmagasinement de l'oxygène pendant l'état d'inactivité du muscle.

» E. *Relativement au carbone rendu au sang sous forme d'acide carbonique et supposé brûlé pendant le travail.* — 1° La quantité de carbone brûlé en *une minute*, par le tissu musculaire pendant le travail, équivaut en moyenne, à 0,00006700 du muscle.

» 2° Cette quantité de carbone est supérieure à celle fournie par la glycose qui disparaît du sang et qui doit être évaluée à 0,00005110 du poids du muscle. L'excédent vient soit du sucre emmagasiné pendant le repos et dont il va être question ci-dessous, soit d'autres substances, principes gras ou azotés.

» F. *Relativement au carbone rendu au sang sous forme d'acide carbonique et supposé brûlé pendant l'état de repos.* — 1° La quantité de carbone brûlé en *une minute*, par le tissu musculaire à l'état d'inactivité équivaut, en moyenne, à 0,00000190 du poids du muscle.

» 2° Contrairement à ce qui a lieu pendant le travail, la quantité de carbone fourni au muscle en repos par la glycose qui disparaît du sang est supérieure à celle qui est transformée en acide carbonique. Il y a donc une partie de cette glycose qui n'est pas utilisée directement dans les combustions du muscle en état d'inactivité. C'est l'origine de la réserve de glycogène qui se consomme pendant le travail.

3° *Méthode pour la détermination de l'activité spécifique des échanges intra-musculaires ou du coefficient de l'activité nutritive et respiratoire des muscles en repos et en travail* (1).

» J'ai fait connaître les résultats et les conclusions de mes expériences sur l'activité spécifique des phénomènes nutritifs

(1) *Comptes rendus*, t. CIV, 25 mai 1887.

et respiratoires des muscles en repos et en travail, mais je n'ai donné aucun détail sur la technique de ces expériences. C'est un sujet qui intéresse trop les physiologistes pour que je le passe entièrement sous silence. Du reste, en donnant quelques renseignements sur ma méthode et mes procédés d'expérimentation, j'écarterai quelques objections qui m'ont été faites, surtout à propos des grandes difficultés attachées à l'exécution de certains temps opératoires.

» Le muscle *releveur propre de la lèvre supérieure*, chez le cheval, est placé sur le côté du chanfrein, sous le muscle *releveur superficiel de l'aile du nez et de la lèvre supérieure*, et séparé de la peau par ce dernier. Comme celui-ci est réduit à une mince aponévrose, en ce point, le releveur propre peut être considéré comme étant sous-cutané. On le sent bien à travers le tégument, sous lequel il se dessine souvent, à la vue, même chez les sujets de race commune, qui ont la peau épaisse.

» Le releveur propre de la lèvre supérieure est le seul muscle de la face qui se compose d'un corps charnu et d'un tendon.

» Le corps charnu, conoïde aplati, à sommet dirigé en bas, pèse de 18 grammes à 25 grammes, chez les sujets de taille moyenne, vieux, maigres et néanmoins encore bien portants, dont on peut disposer pour les expériences de physiologie. Il a donc une certaine masse et est irrigué par le sang en quantité suffisante pour se prêter aux expériences. On a vu toutefois que cette quantité est singulièrement réduite, dans l'état de repos du muscle. Le sang coule alors par gouttes se succédant lentement ; on a donc pu, avec toute apparence de raison, mettre en doute la possibilité de recueillir le sang dans des conditions qui permettent de procéder à l'extraction des gaz. Il sera dit plus loin comment cette difficulté a été écartée.

» Hors le moment des repas, ce corps charnu est toujours dans un grand état de relâchement. Il est facile de s'en assurer en faisant, avec le doigt, rouler le muscle sous la peau. Si l'on donne à l'animal de l'avoine à manger (l'avoine est l'aliment qui entretient le mieux la continuité du jeu du

muscle), le corps charnu se met aussitôt à fonctionner, même avec plus d'activité que le tissu musculaire des masticateurs, pour l'exécution des mouvements incessants nécessaires à la préhension et à la rétention de l'aliment. Le muscle se prête donc parfaitement aux expériences comparatives sur l'état de repos et l'état d'activité du tissu musculaire.

» J'ai dit, dans ma première Communication, que le travail accompli par cet organe musculaire, pendant le repas, peut être considéré comme à peu près équivalent dans tous les animaux de même taille et de même tempérament, mangeant avec le même appétit et la même avidité. Le muscle présente encore un autre avantage, celui de se prêter, grâce au tendon qui le prolonge inférieurement, à la mesure exacte du travail dont il est capable. Ce tendon permet l'application d'un appareil dynamométrique, dont les indications peuvent être inscrites sur un appareil enregistreur. C'est un avantage que je n'ai pas utilisé dans la circonstance présente, pour ne pas compliquer mes expériences de début, déjà si extraordinairement difficiles. Je me réserve de faire cette application plus tard.

» En général, le muscle releveur de la lèvre supérieure n'a qu'une seule veine émergente, apparente sous la peau, sortant du corps charnu par la face externe, vers l'union du tiers supérieur avec le tiers moyen, tantôt plus haut, tantôt un peu plus bas. Cette veine se rend dans la faciale. Il s'y ajoute parfois de petites veinules venant d'une autre source, veinules qu'il faut lier, bien entendu. Parfois aussi quelques veinules du muscle restent indépendantes et se rendent directement dans les vaisseaux les plus voisins. Enfin il peut arriver qu'au lieu d'une veine unique il en existe deux et même trois, ce qui est une complication tout à fait défavorable. Ces variations mettent dans la nécessité de vérifier, après chaque expérience, par une dissection minutieuse, les conditions anatomiques de la circulation veineuse du muscle. Naturellement on doit tenir pour nulles et non avenues les expériences faites sur des sujets dont la veine charriait du sang étranger au muscle ou ne recevait pas tout le sang de

cet organe. Nous avons eu l'ennui de subir ce désagrément plusieurs fois.

» C'est après cette vérification qu'on enlève le muscle pour en peser le corps charnu après l'avoir débarrassé de tous les tissus étrangers, sauf les vaisseaux et les nerfs profonds. Ce corps charnu ne présente à son extrémité supérieure que de rares intersections fibreuses superficielles. A son extrémité inférieure, l'épanouissement du tendon sur le cône musculaire est vite épuisé. L'excision de la plus grande partie de ces éléments fibreux peut s'exécuter de manière à n'en laisser subsister qu'une quantité absolument insignifiante.

» *Manuel opératoire.* — Le muscle et sa veine faisant saillie sous la peau, il est facile de découvrir et de préparer le vaisseau. Après avoir cherché et lié les veinules collatérales étrangères au muscle, on lie aussi la veine essentielle et l'on y fixe une petite canule en verre laissant échapper le sang du muscle au dehors. Cette canule doit avoir un diamètre qui permette l'écoulement libre du sang en gouttes se succédant plus ou moins rapidement, et qui règle cet écoulement en conservant aux parois de la veine une très légère tension, rappelant celle du vaisseau non ouvert, de manière à ne pas modifier sensiblement les conditions de la circulation normale.

» *Méthode pour l'exécution des expériences.* — Les éléments de la solution du problème sont multiples. L'idéal serait de se les procurer, pour ainsi dire, tous d'un seul coup, sur le même sang artériel et le même sang veineux recueillis simultanément, et en calculant exactement le temps employé pour obtenir ce dernier. La double opération, répétée alternativement dans l'état de repos et l'état de travail du muscle, permettrait de déterminer, dans des conditions de comparaison rigoureuse, les coefficients de l'irrigation sanguine, de l'absorption du sucre, de l'absorption de l'oxygène, de l'exhalaison de l'acide carbonique, c'est-à-dire tous les principaux éléments dont se compose l'activité nutritive et respiratoire du muscle. Malgré les énormes difficultés que présente cette manière de procéder, j'avais l'espérance de réussir à la

mettre en œuvre, grâce à une disposition spéciale de mon outillage. Malheureusement un accident a mis celui-ci dans l'impossibilité de fonctionner.

» Pour ne pas ajourner indéfiniment ces expériences, je me suis résolu à les exécuter d'après les anciens errements. Chacune d'elles a comporté trois séries d'opérations successives sur le muscle en repos et en travail : la première, consacrée à la mesure de l'écoulement du sang; la seconde, à la récolte du sang artériel et veineux pour la détermination des gaz; la troisième, à la même récolte pour le dosage du sucre. Cette méthode expose à des erreurs d'interprétation, parce que, au point de vue de la teneur en gaz et en sucre, le sang est un véritable protée; on n'est jamais sûr qu'il présente la même rapidité d'écoulement, ni la même composition, dans des conditions en apparence identiques. Ainsi, au moment où l'on fait les prises de sang pour l'extraction et l'analyse des gaz pendant l'état de repos, il y a chance pour que les proportions de sucre ne soient pas les mêmes qu'au moment où l'on pourra déterminer ces proportions par l'analyse pendant une même période d'inactivité. On est donc exposé à donner des chiffres inexacts pour les rapports à établir entre les quantités de sucre disparu d'une part, d'oxygène absorbé et d'acide carbonique exhalé, d'autre part.

» On peut néanmoins remédier à cet inconvénient, c'est en multipliant les expériences : les chiffres moyens obtenus ainsi se rapprochent beaucoup de l'exactitude, s'ils ne la représentent pas tout à fait. Je n'ai pu réussir que quatre expériences et encore y en a-t-il qui offrent des lacunes. Ce n'est pas assez. Tels qu'ils sont, les résultats que j'ai obtenus n'en sont pas moins intéressants. Les chiffres qui les expriment sont appelés à être modifiés, ainsi que certaines conclusions de détail, mais sans changer la signification d'ensemble et les conclusions générales que ces chiffres comportent.

» *Détermination du coefficient de l'irrigation sanguine.* — Le sang est recueilli dans un petit ballon tenu à la main, pendant cinq minutes, exactement mesurées avec le compteur à secondes. On pèse le sang recueilli. Le poids constaté, divisé par celui du muscle et par le temps, donne,

pour chaque gramme de muscle, la quantité de sang qui le traverse en une minute.

» *Détermination du coefficient de l'absorption d'oxygène et de l'exhalaison d'acide carbonique.* — L'extraction des gaz se fait sur du sang artériel puisé directement dans la carotide et sur du sang veineux obtenu en adaptant une seringue aspiratrice à la canule de la veine du muscle, à l'aide d'un court tube intermédiaire en caoutchouc.

» Je n'ai pas besoin de rappeler que les deux opérations sont faites simultanément et qu'on y consacre exactement le même temps. Comme le sang ne s'écoule de la veine qu'avec une extrême lenteur, pendant le repos musculaire, ce fluide aurait le temps de se coaguler dans la seringue et l'on ne saurait plus l'en faire sortir, si l'on n'employait un artifice destiné à s'opposer à cette coagulation du sang. Cet artifice est à la fois très simple et très efficace. On charge préalablement la seringue avec 20 centimètres cubes d'une solution de sulfate de soude pur, dont on a chassé tous les gaz par une ébullition prolongée. Le sang est aspiré, à la dose de 25 centimètres cubes, par la seringue, dans cette solution, où il se conserve fluide pendant longtemps. C'est donc un mélange de sang et de sulfate de soude que la seringue pousse dans la chambre vide où se fait l'extraction des gaz. L'expérience démontre qu'il n'en résulte aucune modification dans la quantité ou la qualité des gaz extraits du sang.

» On détermine donc, par l'analyse comparative du sang artériel et du sang veineux, la quantité d'oxygène qui a disparu du sang et celle d'acide carbonique dont il s'est chargé, pendant le passage de ce fluide à travers le muscle en repos et en travail. Ces quantités sont obtenues sous forme d'indications de volume rapportées à 100 volumes de sang. On en tire, en poids, le coefficient de l'absorption de l'oxygène et celui de la formation de l'acide carbonique à l'aide de la formule suivante :

$$x = \frac{V \times P_g \times C^i}{P_s \times 1000}$$

» x représentant le coefficient cherché, c'est-à-dire le poids du gaz, oxygène ou acide carbonique, absorbé ou exhalé en une minute par 1 gramme de tissu musculaire ;

» P_s, le poids de 100 centimètres cubes de sang = 105 grammes, d'après la densité moyenne du sang ;

» V, le volume du gaz, oxygène ou acide carbonique, laissé ou pris au passage par 100 centimètres cubes de sang ;

» P_g, le poids de 1 litre (1000 centimètres cubes) de ce gaz : oxygène = $1^{gr},429$; acide carbonique = $1^{gr},976$;

» C_i, le coefficient de l'irrigation sanguine.

» Des deux coefficients que cette formule permet d'obtenir, le plus important, de beaucoup, est celui de l'absorption de l'oxygène. C'est aussi celui que l'on peut se procurer avec le plus d'exactitude, parce que l'extraction de l'oxygène du sang se fait facilement et sûrement. L'extraction totale de l'acide carbonique est plus difficile. Il y faut certaines conditions de temps et de chauffage, qu'on ne réalise pas toujours d'une manière absolument égale, soit dans les opérations simultanées d'une même expérience, soit dans les temps successifs de cette expérience. Il faut aussi une certaine égalité dans les conditions où l'on place les parties de l'appareil qui subissent la réfrigération destinée à empêcher la distillation et le passage de l'eau avec les gaz : la présence de l'eau, en raison de la grande solubilité de l'acide carbonique, compliquant et rendant moins exact le calcul des résultats de l'analyse.

» Ces inconvénients s'atténueront au point de pouvoir être absolument négligés, dans les expériences ultérieures, avec les perfectionnements que je me propose d'introduire dans mes appareils et mes procédés. En attendant, il faut se mettre en garde contre les erreurs possibles qui en résultent. Ce n'est pas que ces erreurs soient jamais bien sensibles ; mais les conséquences qu'elles peuvent entraîner doivent être prises en très sérieuse considération, parce qu'elles ne tendent à rien moins qu'à changer le sens de l'interprétation de certains phénomènes. Ainsi, on est très facilement exposé à constater, suivant les conditions de l'extraction, une différence de $\frac{1}{4}$ de centimètre cube dans le dosage de l'acide carbonique que

contiennent 25 centimètres cubes de sang. Par exemple, on obtiendra seulement 15 centimètres cubes, au lieu de 15^{cc},25 et même davantage. Cela fait 60 p. 100 d'acide carbonique au lieu de 61 p. 100, différence suffisante pour intervertir la signification du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

» *Détermination du coefficient de l'absorption du sucre.* — On recueille le sang dans une capsule et on l'analyse par le procédé ordinaire. Cette analyse fait connaître le poids du sucre contenu dans 1000 grammes de sang artériel et de sang veineux. On en déduit par différence le poids du sucre enlevé à 1000 grammes de sang pendant la traversée du tissu musculaire. Pour en tirer le coefficient de la consommation glycosiqne, c'est-à-dire la glycose supposée brûlée ou autrement retenue, en une minute par 1 gramme de tissu musculaire, il suffit de multiplier le poids de la glycose qu'abandonnent 1000 grammes de sang par le coefficient de l'irrigation sanguine et de diviser par 1000.

» Voilà la méthode et les procédés à l'aide desquels j'ai commencé l'étude de la difficile question de physiologie générale que je m'étais posée. »

III

NOUVEAUX DOCUMENTS SUR LES RELATIONS QUI EXISTENT ENTRE LE TRAVAIL CHIMIQUE ET LE TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DU TISSU MUSCULAIRE (1)

1° *De l'activité nutritive et respiratoire des muscles qui fonctionnent physiologiquement sans produire de travail extérieur.*

« D'importantes rectifications sont certainement réservées aux coefficients nutritifs et respiratoires établis, pour le tissu musculaire, d'après mes dernières expériences. J'ai déjà dit pourquoi, et je saurai bientôt à quoi m'en tenir sur ce point. Mais ces rectifications, quelle qu'en soit la valeur, laisseront subsister un fait qui reste dès maintenant définitivement acquis : c'est l'énorme accroissement des échanges nutritifs et respiratoires ou, pour parler dans le sens de Lavoisier, des combustions dont le tissu musculaire est le siège quand ce tissu est en état de fonctionnement physiologique. Quelle est la destination de ce supplément considé-

(1) Avec la collaboration de M. Kaufmann.

J'avais d'abord eu l'intention de supprimer cette troisième étude, qui n'est pas à l'abri de toute critique, et à laquelle je serai bientôt en mesure de substituer des démonstrations autrement simples et saisissantes. Mais cette étude s'appuie comme les précédentes sur des expériences originales fort laborieuses et cependant très réussies. Les résultats de ces expériences méritent, en tout état de cause, d'être conservés et utilisés (15 décembre 1890).

(2) *Comptes rendus*, t. CIV, 20 juin 1887.

rable de travail chimique ? Se transforme-t-il entièrement en travail mécanique ? Y a-t-il une part, et laquelle, réservée à d'autres transformations de l'énergie ? Ce sont là des questions qui touchent aux points les plus délicats et les plus difficiles à étudier de la thermodynamique biologique ; elles ont déjà été posées, sous diverses formes, par les physiciens et les physiologistes. Je serai amené à discuter plus tard les travaux qui se rapportent à ce sujet ; mais, pour le moment, je me bornerai à faire connaître, comme j'ai fait jusqu'à présent, les matériaux nouveaux que je me suis donné la tâche d'acquérir à l'aide de l'expérimentation, en me plaçant dans les conditions de simplicité, de précision, de *normalité* tout à fait spéciales que j'ai trouvées dans l'étude physiologique du muscle releveur de la lèvre supérieure du cheval.

» Ce muscle permet toutes les expériences nécessaires à la solution du problème ci-dessus posé. On peut, en effet, en mesurer très approximativement le travail mécanique, en le comparant au travail chimique concomitant. On peut aussi supprimer ce travail mécanique en laissant subsister intégralement les contractions qui l'engendrent, et se livrer alors aux mêmes comparaisons.

» Ce sont les résultats de cette dernière étude expérimentale que je vais donner en premier lieu.

» Les organes musculaires associés dans l'exécution d'un mouvement déterminé jouissent de la propriété de se contracter *synergiquement*, sous l'influence de la même excitation nerveuse centrale. Que l'un des muscles du même groupe physiologique soit mis, par un artifice, dans l'impossibilité d'accomplir le travail qui lui incombe, ce muscle, de par l'influence excitatrice synergique à laquelle il est soumis, n'en continuera pas moins à se contracter, en même temps que ses congénères, absolument comme s'il exécutait régulièrement sa fonction physiologique. Il se met alternativement *en tension* et *en relâchement* aussi souvent et au même moment que les autres. *Seulement l'état de tension ne s'accompagne, pour ce muscle, d'aucun travail mécanique*, selon la formule des physiciens.

» Le releveur de la lèvre supérieure du cheval est très propre à l'étude de cette contraction à vide. Il suffit de couper en travers le tendon qui relie le muscle à la lèvre pour mettre ce muscle en état de se prêter à cette étude. L'organe, en effet, étant alors privé de toute communication avec la partie du corps qu'il est chargé de mouvoir, se trouve dans l'impossibilité d'exécuter du travail extérieur. Si l'opération est faite quand l'animal mange un repas d'avoine, elle n'apporte aucune modification dans le nombre et l'énergie des contractions, quoique celles-ci soient désormais sans but et sans utilité. Que le repas soit suspendu et repris plus tard, ces contractions stériles se reproduisent toujours avec la même régularité. En résumé, la section du tendon n'a d'autre action sur le muscle que d'en annihiler le travail extrinsèque ; elle respecte intégralement le travail intrinsèque, c'est-à-dire le raccourcissement des faisceaux musculaires. Ceux-ci persistent à se mettre alternativement en tension et en relâchement comme s'ils avaient à accomplir un travail mécanique utile.

» Quelle influence cette suppression du travail extérieur du muscle exerce-t-elle sur le travail chimique intérieur, c'est-à-dire sur les échanges nutritifs et respiratoires ? Il m'était facile de trouver la réponse à cette question, puisqu'il suffisait, pour cela, de comparer l'activité de la circulation et des échanges gazeux dans ce muscle *avant* et *après* la section du tendon, au moment d'un repas d'avoine. J'ai eu malheureusement à compter avec une série d'accidents qui m'ont forcé à laisser incomplets les documents relatifs à ce dernier point. Les résultats que j'ai obtenus n'en restent pas moins intéressants et très significatifs, ainsi qu'on va pouvoir en juger, d'après le récit des expériences que j'ai consacrées à cette étude.

» Première expérience, 9 mai. — Cheval difficile. On commence par appliquer, du côté gauche, le dispositif expérimental nécessaire à la cueillette du sang veineux. Les conditions anatomiques ne sont pas favorables, car il y a multiplicité de branches veineuses musculaires. Cependant, comme il n'est pas nécessaire d'obtenir des déterminations absolues et que des mesures comparatives suffisent, on se dé-

cide à placer une canule sur la veine qui se prête le mieux à l'application.

Quantité de sang recueilli en cinq minutes.

1° *Repos* (1re période)	3gr,75
2° — (2e période, 40 minutes après la première)	6gr,97

» Une minute et demie d'intervalle.

3° *Activité* (début d'un repas d'avoine)	21gr,45

» Trois minutes d'intervalle, pendant lesquelles, le repas étant suspendu, on coupe le tendon en travers.

4° *Activité* (début de la reprise du repas d'avoine, tendon coupé)	24gr,24

» Le sang qui s'écoulait de la veine, dans ce dernier cas, paraissait à peu près aussi noir que le sang recueilli pendant l'activité du muscle avant la section du tendon.

« Ainsi, ni la quantité, ni les qualités physiques du sang qui coule dans les veines du muscle en activité n'ont été modifiées sensiblement par la section du tendon du muscle (1). Le débit du sang, après cette opération, semblerait même avoir éprouvé une certaine accélération. De plus, les caractères de coloration ne peuvent laisser de doute sur ce point : que la quantité d'oxygène contenue dans le sang était à peu près aussi faible après qu'avant la section du tendon. On est forcé d'en conclure que la suppression du travail mécanique extrinsèque du muscle n'a guère diminué le travail chimique nutritif du tissu musculaire, pendant qu'il continuait à se contracter périodiquement sous l'influence de son excitant physiologique normal.

» Deuxième expérience, 15 mai. — Cheval vigoureux, quoique très maigre ; il mange mal son avoine ; mauvaise dentition.

» On s'adresse au muscle du côté droit. Meilleure disposition anato-

(1) Voir, page 346, l'étude inédite sur le coefficient de l'irrigation sanguine dans les muscles qui fonctionnent utilement et dans ceux qui se contractent sans faire aucun travail utile.

Les résultats de cette nouvelle étude diffèrent un peu de ceux qui sont exposés maintenant. Mais, dans les deux cas, la signification générale des faits reste la même : à savoir que, malgré l'absence de tout travail utile, le muscle en état de fonctionnement normal devient le siège d'un accroissement considérable de l'irrigation sanguine et de la consommation d'oxygène (15 décembre 1890).

mique que dans la première expérience. Néanmoins, la veine sur laquelle on place la canule est certainement doublée de quelque vaisseau efférent complémentaire. C'est, du reste, indifférent, puisque, pas plus que dans l'expérience précédente, il n'y a à rapporter le débit du sang à la masse du muscle; il s'agit seulement de mettre en comparaison l'écoulement du sang par le même vaisseau veineux dans deux conditions différentes, *avant* et *après* la section du tendon terminal du muscle, pendant que l'animal mange.

Quantité de sang recueilli en cinq minutes.

1° *Repos* (tout de suite après l'application de la canule).	3gr,00
2° *Activité* (l'animal mange lentement en s'arrêtant souvent)........	23gr,50

» Pendant que l'animal continue à manger, prise spéciale de sang avec la seringue, pour extraction et analyse des gaz.

3° *Activité* (l'animal, depuis la deuxième prise, n'a pas cessé de manger; mais il mange encore beaucoup moins bien qu'au moment de cette deuxième prise).	18gr,50
4° *Repos*...	5gr,20

» Immédiatement après cette quatrième prise de sang, section du tendon. Pendant que l'animal mange, on fait, avec la seringue *ad hoc*, une prise spéciale de sang pour extraction et analyse des gaz. Le sujet mange un peu mieux. Un espace de temps de vingt minutes sépare cette deuxième prise spéciale de la première.

5° *Activité* (tendon coupé, continuation du même repas).	29gr,20
6° *Repos*...	8gr,50
7° *Repos*...	7gr,20
8° *Activité* (l'animal mange lentement)..............	23gr,00

» *Couleur du sang.* — Moins foncée dans le sang recueilli pendant le repos musculaire; à peu près également noire dans le sang recueilli pendant l'activité, *après* comme *avant* la section du tendon du muscle.

Gaz contenus dans 100cc *de sang veineux recueilli pendant que l'animal mange.*

	A. Avant la section du tendon (travail extérieur modéré).	B. Après la section du tendon (travail extérieur nul).
	cc.	cc.
Acide carbonique......	69,84	67,76
Oxygène...............	3,39	4,00
Azote.................	1,69	1,54
Volume total des gaz...	74,92	73,30

» Ainsi, de même que dans la première expérience, l'annihilation du travail mécanique, par section tendineuse, a plutôt augmenté que diminué l'activité de l'irrigation san-

guine dans le muscle. La moyenne des chiffres $29^{gr},20$ et 23^{gr}, soit $26^{gr},10$, pour le sang recueilli quand le muscle se contractait à vide, est en effet supérieure à celle des chiffres $23^{gr},50$ et $18^{gr},50$, soit 21^{gr}, pour le sang recueilli lorsque que le muscle travaillait pendant son état d'activité. Quand même ce ne serait là qu'une différence accidentelle, tout au moins peut-on affirmer que la circulation a eu beaucoup de chances pour n'être pas moins active dans le premier cas que dans le second.

» Conformément à toutes les observations antérieures, le sang recueilli pendant les diverses phases de repos s'est trouvé de couleur plus claire que le sang des phases d'activité, et, dans les deux conditions de l'activité, avec ou sans travail mécanique, le sang paraissait à peu près également noir; ce qui indique une grande analogie de composition au point de vue des proportions d'oxygène et d'acide carbonique contenues dans le sang.

» Mais ce dernier fait a été mis directement en évidence par l'analyse chimique. Il est fâcheux que les accidents qui ont entravé la marche des expériences n'aient pas permis de faire les analyses des gaz d'une manière complètement comparative sur le sang artériel et le sang veineux, dans l'état de repos du muscle d'abord, puis dans l'état d'activité avant et après la section du tendon. Toutefois, les deux analyses qui ont été faites, de beaucoup les plus importantes, suffisent à démontrer que l'annihilation du travail mécanique du muscle a peu diminué l'activité de l'absorption de l'oxygène par le muscle, c'est-à-dire le principal indice du travail chimique de la nutrition et de la respiration musculaires.

» Si même on tient compte, comme on le doit, de l'activité de l'irrigation sanguine, qui a été plus marquée après qu'avant la section du tendon, on se trouve en présence de cette conclusion vraiment importante, que le travail chimique du muscle qui se contracte à vide, sans produire aucun travail mécanique, est à peu près aussi actif que celui du muscle qui se contracte en exécutant son travail mécanique normal. Tout au moins doit-on reconnaître que, s'il existe là une différence, elle est fort peu sensible.

» Un tel fait est de nature à surprendre, parce qu'il semble au premier abord en désaccord complet avec la loi de l'équivalence thermodynamique. Il n'en est rien pourtant. Ce que prouve ce fait, c'est que le travail mécanique du muscle n'absorbe qu'une faible partie du surcroît considérable d'énergie dont l'organe devient le siège au moment de sa contraction.

» La théorie indique que, à défaut de sa transformation en travail mécanique, cette partie non utilisée de l'énergie chimique du muscle doit se manifester sous forme de chaleur libre. L'expérience a prononcé dans le sens de l'exactitude de cette indication théorique, d'accord en cela avec les faits déjà connus, recueillis dans d'autres conditions.

» Troisième expérience, 9 mai. — Cheval sur lequel on avait, sept heures auparavant, tenté inutilement d'introduire une canule dans une veine du muscle releveur de la lèvre, du côté droit.

» Deux aiguilles thermoélectriques sont implantées et fixées chacune dans l'épaisseur d'un des muscles releveurs, d'une manière parfaitement symétrique.

» Le muscle du côté opéré est plus chaud que l'autre, ce qui est indiqué par une déviation à gauche du miroir du galvanomètre.

» Quand on fait manger l'animal, la différence de température diminue graduellement avec assez de rapidité. Le miroir se fixe alors non pas tout à fait au zéro, mais tout près du zéro de l'échelle. L'écart de température se reproduit et disparaît alternativement chaque fois que l'animal cesse ou reprend son repas. Le fait est dû sans doute à ce que l'échauffement provoqué par la contraction dans les deux muscles se fait d'une manière inégale : cet échauffement est moins fort du côté lésé, déjà plus chaud.

» On coupe le tendon du muscle du côté opéré (le plus chaud). L'opération modifie à peine la température de l'état de repos. Mais il en est autrement de la température de l'état d'activité. En effet, quand l'animal mange, le miroir retourne bien, comme avant la section du tendon, dans la direction du zéro, mais il en reste toujours à une certaine distance : ce qui indique que l'échauffement amené par la contraction est plus fort dans le muscle qui se contracte à vide.

» Donc, la signification de l'expérience est bien celle qui a été annoncée plus haut. La suppression du travail mécanique de la contraction musculaire a rendu disponible une certaine quantité d'énergie apparaissant sous forme de chaleur libre. Il ne sera pas impossible de s'assurer un jour s'il y a équivalence entre le travail supprimé et cette chaleur libre.

» En résumé, un muscle, mis par la section de son tendon terminal dans l'impossibilité de faire aucun travail mécanique utile, continue à se contracter régulièrement avec les autres organes musculaires auxquels il est lié synergiquement, pendant toute la durée des actes physiologiques à l'exécution desquels le groupe musculaire est préposé.

» Aussi longtemps que dure ce fonctionnement *stérile*, aussi souvent qu'il se reproduit, l'organe continue également à être le siège du surcroît considérable de travail chimique dont la mise en activité des muscles provoque immédiatement l'apparition. Le coefficient de l'activité circulaire et respiratoire du tissu musculaire ne paraît pas, en effet, éprouver de diminution bien sensible dans les muscles qui se contractent à vide. Un faible surcroît d'échauffement compense, du reste, ou tend à compenser, dans le muscle à tendon coupé, le travail mécanique supprimé.

» Donc, si la suppression de l'utilisation mécanique de la contraction musculaire n'amoindrit pas sensiblement l'accroissement vraiment considérable du travail chimique accompagnant cette contraction, il faut conclure que ce travail chimique est nécessaire à l'accomplissement même du raccourcissement musculaire, qu'il produise ou non du travail mécanique extérieur. C'est pour cela que l'énergie résultant des actions nutritives et respiratoires du muscle se manifeste ou est restituée, dans les deux cas, sous forme d'une grande quantité de chaleur sensible, qui se disperse dans le corps d'abord par l'intermédiaire du sang, dans le monde extérieur ensuite par le rayonnement et l'évaporation cutanée et pulmonaire. D'où il résulte que, dans le muscle, machine vivante, comme dans la machine à feu ordinaire, la majeure partie de l'énergie résultant du travail chimique serait dépensée à la préparation de la mise en tension de l'appareil de mouvement.

» D'autres hypothèses sont également plausibles; celle qui vient d'être émise a l'avantage de s'adapter aisément à la théorie générale de la transformation et de la conservation de l'énergie.

2° *De la quantité de chaleur produite par les muscles qui fonctionnent utilement dans les conditions physiologiques de l'état normal* (1).

» Pour terminer la série de mes déterminations préparatoires sur le travail mécanique du tissu musculaire, d'après les faits fournis par l'étude expérimentale du muscle *releveur propre de la lèvre supérieure du cheval*, j'avais à mesurer la quantité de chaleur et de travail mécanique que ce muscle est capable de produire pendant son fonctionnement physiologique régulier. Les difficultés d'une pareille étude sont considérables. Je crois les avoir surmontées, en introduisant dans cette étude des méthodes et des procédés nouveaux que je vais faire connaître.

» *Détermination de la quantité de chaleur produite par le muscle pendant le travail.* — La méthode employée pour cette détermination peut être désignée sous le nom de *méthode autocalorimétrique*. Elle repose sur l'un des faits importants mis en lumière dans une autre partie de ces études : je veux parler de la connaisance exacte de la quantité de sang qui traverse le muscle releveur de la lèvre, dans un temps donné, pendant le travail. C'est cet organe lui-même, avec son système vasculaire, qui sert de calorimètre, une sorte d'autocalorimètre à circulation de liquide.

» Comment le coefficient de l'irrigation sanguine peut-il être utilisé pour la détermination de la quantité de chaleur engendrée dans le muscle au moment du travail? Il est facile de le comprendre.

» On sait que la chaleur incessament créée dans la trame intime des tissus animaux ne s'y accumule pas. La température s'élève bien un peu dans la profondeur des muscles qui travaillent. Ceci n'empêche pas qu'en ce cas, comme dans celui des organes au repos, la chaleur se disperse par l'évaparation et le rayonnement superficiels, mais surtout par

(1) *Comptes rendus*, t. CV, 8 août 1887.

l'effet de l'irrigation sanguine. C'est le sang, en effet, qui se charge de la plus grande partie de la chaleur engendrée dans le sein des organes; c'est ce fluide qui l'emporte incessament hors de ces organes, pour l'amener au poumon, où la chaleur excédente est cédée au monde extérieur, principalement sous forme de calorique de vaporisation.

» Supposons maintenant qu'on supprime toute perte de chaleur par l'évaporation et le rayonnement cutanés, la chaleur créée par le mouvement nutritif sera tout entière cédée au sang. La quantité de celui-ci étant ou pouvant être exactement connue, il suffit de déterminer la valeur de l'échauffement qu'il subit, en même temps que le muscle, pour être en possession de tous les éléments nécessaires à la mesure de la quantité de chaleur produite par le mouvement nutritif.

» Disons tout de suite que, dans le cas particulier du muscle releveur de la lèvre, la recherche directe de la température du sang est impossible. Pour mesurer son échauffement pendant le travail, il faut avoir recours à un procédé indirect mais qui n'est pas moins exact. C'est la température du muscle lui-même que l'on prend. Cette température doit être considérée comme étant égale à celle du sang qui sort de l'organe au moins dans les conditions expérimentales réalisées dans mes recherches et dont il va être question tout à l'heure. Il faut considérer, en effet, que le muscle et son système de vaisseaux capillaires forment comme un foyer de chaleur, dans lequel se trouve noyés une myriade de canalicules du diamètre le plus fin et à parois excessivement minces, siège d'une circulation plus ou moins lente de liquide, qui ne peut faire autrement que de se mettre en parfait équilibre de température avec le foyer.

» Pour mesurer la température, j'ai eu recours au double couple thermoélectrique, en forme d'aiguilles aussi fines que possible. Les deux aiguilles sont implantées, bien symétriquement, l'une dans le muscle gauche, l'autre dans le muscle droit. Il est extrêmement important de les fixer solidement à la peau, avec des points de suture, pour empêcher ou tout au moins pour restreindre considérablement les déplacements qui ne manquent pas de se produire quand les

muscles se contractent et qui sont une grave cause d'erreur.

» Si les deux aiguilles sont bien placées, l'échelle du galvanomètre reste à peu près exactement au zéro, quand les deux muscles sont au repos, ou bien oscillent légèrement autour de zéro si l'on fait manger l'animal pour mettre les muscles en action.

» L'énervation d'un des muscles (par section de la branche naso-labiale du nerf facial) ne modifie pas sensiblement la température respective des deux muscles pendant l'état de repos. Mais, pendant que l'animal mange l'avoine, c'est tout autre chose. Le muscle qui fonctionne devient plus chaud que le muscle paralysé, parce que le premier seul est le siège du surcroît d'actions chimiques accompagnant la contraction musculaire.

» Cette paralysie, par énervation d'un des muscles, fournit donc un excellent moyen d'obtenir une base exacte pour la détermination de l'élévation de température produite par la mise en travail de l'autre muscle. L'une des soudures étant influencée exclusivement par la température de l'état de repos, l'autre par celle de l'état d'activité, la différence représente nécessairement l'échauffement que cet état d'activité détermine dans le tissu musculaire et dans le sang qui le traverse.

» Il n'y pas à douter qu'il en soit ainsi : à une condition cependant, c'est qu'on aura pris soin d'empêcher le refroidissement cutané, en emmaillotant dans du coton la face de l'animal. C'est facile. Bien appliqué et suffisamment épais, le blindage de coton s'oppose au rayonnement et à l'évaporation, d'une manière assez efficace pour maintenir la surface de la peau à la même température à peu près que les parties profondes (1).

(1) Aujourd'hui je suis beaucoup moins certain de l'efficacité absolue du blindage de coton. Je n'oserais plus affirmer qu'on puisse, avec ce procédé, empêcher toute déperdition locale de chaleur, de manière que la chaleur du sang efférent s'augmente de toute la chaleur créée sur place par le travail musculaire. Or, c'est la condition indispensable à l'emploi de la méthode autocalorimétrique. Toutefois le muscle paralysé et le muscle qui travaille étant protégés de la même manière contre la déperdition de chaleur, il y a de grandes chances pour que les différences de température constatées entre ces deux organes conservent, au point

» En procédant de cette manière, on obtient des résultats fort satisfaisants. Comme il s'agit d'une expérience très simple, facile à répéter, ces résultats pourront être aisément et fréquemment contrôlés. Voici comment il faut faire cette expérience pour en tirer tous les enseignements utiles à la détermination de l'équivalence calorique du travail.

» Tout est préparé, comme il vient d'être dit : énervation et paralysie d'un des muscles, adaptation symétrique et fixation des deux aiguilles thermoélectriques, emmaillotement de la face. Si tout a été disposé convenablement, l'échelle de la graduation du galvanomètre reste à peu près fixe aux environs de zéro. On fait manger l'animal. Aussitôt, l'échelle se dévie en décrivant des oscillations, à droite ou à gauche du zéro, suivant la soudure qui est placée dans le muscle qui travaille. Le miroir ne tarde pas à prendre une position moyenne, toujours un peu oscillante néanmoins. On note la déviation : elle sera de 20, 30, 40, 50, etc. divisions, suivant la sensibilité du galvanonètre. La traduction en indications centigrades donne la mesure de l'élévation de température qu'éprouvent le muscle et le sang débité par celui-ci au moment de la contraction. En multipliant cette élévation de température par le poids du muscle et du sang qui traverse celui-ci dans un temps donné, par exemple dix minutes au minimum (ces éléments peuvent être déterminés directement après constatation des températures), on obtient, avec une approximation très suffisante, la quantité de chaleur libre ou non utilisée engendrée par le fonctionnement musculaire.

» Comment déterminer celle qui est absorbée par le travail mécanique accompagnant la contraction? C'est facile, en utilisant le fait démontré précédemment (page 287 et suivantes) que le muscle, empêché de faire son travail mécanique par la section de son tendon, continue à se contracter, *à vide*, avec la même régularité et la même énergie, en produisant à peu près le même surcroît de débit du sang et de travail chimique. On sait même déjà (page 292) que l'élévation de

de vue autocalorimétrique, la même signification que dans le cas où la transmission intégrale de la chaleur du muscle au sang qui le traverse serait absolument assurée (15 décembre 1890).

température dans le muscle est plus forte quand son fonctionnement est *stérile* que lorsqu'il travaille *utilement*. Donc, pour déterminer l'équivalence calorique du travail du muscle releveur de la lèvre, il suffit de mesurer comparativement l'élévation de la température qu'il subit, pendant que l'animal mange, avant et après la section du tendon de ce muscle.

» Dans ce dernier cas, c'est-à-dire après la ténotomie, l'observation du galvanomètre est plus difficile, parce que les oscillations du miroir autour de sa position moyenne ont plus d'étendue, ce qui tient, en partie, aux déplacements considérables qu'éprouve le corps charnu du muscle, quand il agit sans être refréné par aucune résistance. On peut toutefois arriver toujours à faire de bonnes lectures, qui apprennent que la surélévation de température imprimée au muscle, agissant dans ces conditions particulières, existe dans tous les cas, mais qu'elle est faible; elle l'emporte de fort peu sur celle du muscle qui travaille.

« Il est facile de répéter plusieurs fois cette constatation chez le même sujet, en employant un petit artifice. Sur le tendon sectionné, on peut, en effet, lier les deux deux bouts de manière à faire récupérer au muscle son aptitude à produire du travail. On voit alors reparaître très rapidement les caractères thermiques constatés avant la ténotomie. Ils sont remplacés non moins rapidement par ceux du muscle se contractant à vide, si l'on coupe la ligature qui réunit les deux bouts du tendon. Ces alternatives peuvent être reproduites aussi souvent qu'on veut.

» Je vais donner ici les résultats de la dernière expérience que j'ai faite, en suivant exactement les indications précédentes :

» Muscle gauche paralysé.

« Le muscle droit a pris, en moyenne, au moment où l'animal mangeait un repas d'avoine, un excès de température de 0°,42 sur le muscle restant au repos. Quand le tendon a été mis dans l'impossibilité de transmettre à la lèvre l'action du muscle, la température a monté, en moyenne, dans une première série d'observations, à 0°,51 ; dans une seconde série, beaucoup plus longue, à 0°,47. En somme, j'estime que la surélévation moyenne de température au moment

de la contration à vide était plus souvent $\frac{5}{100}$ que $\frac{9}{100}$ de degré. Aussi peut-on dire qu'en général le muscle qui se contracte à vide s'échauffe de $\frac{6}{100}$ de degré plus que le muscle qui fonctionne en produisant son travail mécanique normal.

» En résumé, l'échauffement total du muscle, quand il fonctionnait d'une manière stérile, était de 0°,47.

» L'échauffement de ce muscle pendant la production du travail était de 0°,42.

» Donc la chaleur absorbée par le travail était représentée par un abaissement de température de 0°,05.

» Pour savoir ce que ces chiffres représentent en quantité de chaleur, c'est-à-dire en fractions de calorie, il faut les multiplier par la masse échauffée (muscle et sang). L'évaluation de cette masse n'a pas été faite directement sur le sujet qui a servi à l'expérience. Mais il est facile de suppléer à cette lacune, en empruntant à une autre série d'expériences les matériaux qui nous manquent. Ce sera la première expérience de cette série (page 265) qui nous fournira les chiffres dont nous avons besoin; je choisis cette expérience parce que, à tous les points de vue, le sujet sur lequel elle a été faite se trouvait dans les mêmes conditions que l'animal qui a servi à la détermination des températures. D'après cette expérience, le muscle releveur de la lèvre et le sang qui le traversait en dix minutes, pendant le travail, doivent être considérés comme formant une masse du poids de 155^{gr} environ En multipliant par ce chiffre les températures, nous obtiendrons donc, pour dix minutes, en fractions de calorie, les quantités de chaleur qui répondent à chacune des conditions dans lesquelles ces températures ont été prises.

» Ainsi : 1° pendant la période de fonctionnement stérile, la quantité de chaleur produite, en surcroît de celle de l'état de repos, est représentée par

$$0°,47 \times 0^{kg},155 = 0^{cal},072850,$$

c'est-à-dire pour une minute de travail et 1^{gr} de muscle (poids du muscle : 22^{gr}, 50)

$$\frac{0^{cal},07285}{10^{gr}, \times 22^{gr},50} = 0^{cal},000323\,;$$

» 2° Pendant la période de fonctionnement avec production de travail mécanique, la quantité de chaleur engendrée est représentée par

$$0^{\circ},42 \times 0^{kg},155 = 0^{cal},065100,$$

c'est-à-dire, pour une minute de travail et 1^{gr} de muscle,

$$\frac{0^{cal},06510}{10^{m} \times 22^{gr},50} = 0^{cal},000289\,;$$

» 3° La quantité de chaleur équivalente au travail mécanique extérieur, étant représentée par la différence des deux quantités précédentes, vaut

$$0^{cal},07285 - 0^{cal},06510 = 0^{cal},00775,$$

et le coefficient tiré de cette quantité différentielle

$$0^{cal},000323 - 0^{cal},000289 = 0^{cal},000034.$$

Ce dernier chiffre $0^{cal},000034$ représente donc, en équivalence calorique, le travail mécanique du muscle. Il monterait à $0^{cal},000041$ si, comme il est à croire, c'est le chiffre $0^{\circ},06$ qui doit être adopté comme moyenne de la différence de température existant entre le muscle qui fonctionne à vide et le muscle qui travaille.

» En somme, ces déterminations prouvent une fois de plus qu'il est mis en jeu beaucoup d'énergie au moment où le muscle est en fonction, mais que le travail mécanique n'en absorbe qu'une petite quantité. La multiplication des expériences permettra de déterminer avec précision cette quantité d'énergie absorbée par le travail extérieur normal ; d'après les évaluations actuelles et pour les conditions spéciales dans lesquelles elles ont été recueillies, cette quantité n'est pas inférieure au dixième de la quantité totale, le coefficient de celle-ci étant de $0^{cal},000323$ et celui de l'énergie transformée en travail, le plus généralement, $0^{cal},000041$ à $0^{cal},000034$.

3° *Du coefficient de la quantité de travail mécanique produit par les muscles qui fonctionnent utilement dans les conditions physiologiques de l'état normal.* (1)

» Pour comparer le coefficient de la chaleur absorbée par la contraction musculaire avec celui du travail mécanique qu'effectue cette contraction, dans les conditions physiologiques de l'état normal, il fallait posséder une détermination directe de ce travail. Le muscle *releveur de la lèvre supérieure du cheval* me l'a fournie, grâce à l'emploi du dynamographe spécial dont il a été question dans mes précédentes Notes.

» *Principe de construction de l'appareil.* — Je rappellerai que le muscle est relié à l'organe qu'il est chargé de mouvoir, c'est-à-dire la lèvre supérieure, par un tendon qu'une expansion aponévrotique terminale réunit à celui du côté opposé. Supposons que ce tendon soit élastique, sur une partie peu étendue et parfaitement délimitée de son trajet. A chaque contraction du muscle, cette partie élastique du tendon s'allongera, sous l'influence de l'effort musculaire, et ses deux extrémités se déplaceront inégalement ; elles s'écarte-

(1) *Comptes rendus*, t. CV, 16 août 1887.
C'est surtout cette étude que j'ai eu la velléité de supprimer. Je ne saurais plus attacher la même importance aux recherches qu'elle contient sur la détermination directe du travail mécanique du muscle releveur de la lèvre supérieure, en fonctionnement normal dans l'acte de la préhension et de la mastication des aliments. Les conditions très complexes de l'expérimentation ne répondent pas exactement au but à atteindre : elles permettent d'apprécier l'effort du muscle pour accomplir le travail plutôt que le travail lui-même. Du reste, ce travail est d'une nature un peu particulière. Dans la part qu'il prend à l'introduction et à la rétention des aliments à l'intérieur de la bouche, on le voit surtout concourir à la tension de la lèvre, en agissant comme antagoniste du muscle orbiculaire. C'est la résistance, à lui opposée par ce dernier muscle, que le releveur de la lèvre supérieure entraîne en se contractant.
Ce muscle releveur n'en reste pas moins un des organes qui se prêtent le mieux à l'étude du vrai travail mécanique, en physiologie. La nouvelle étude dont j'ai déjà fait l'annonce le démontrera surabondamment (15 décembre 1890).

ront d'autant plus l'une de l'autre que l'effort musculaire sera plus énergique pour vaincre une résistance plus considérable. Or, de cet écartement des extrémités de la partie élastique du tendon, il est possible de déduire, à la fois, la mesure de la résistance mise en mouvement par la force née de la contraction musculaire et la mesure du chemin parcouru par cette résistance, c'est-à-dire le travail mécanique accompagnant le raccourcissement du muscle. Il suffit de traduire la valeur de cet écartement, en poids soulevé verticalement pour la détermination de la résistance, en longueur métrique pour celle de la hauteur à laquelle celle-ci serait entraînée. L'une et l'autre de ces déterminations sont faciles à obtenir : la première au moyen d'un étalonnage préalable, la seconde par la mesure directe de l'allongement de la partie élastique du tendon.

» On peut supposer de plus que les deux extrémités de cette partie élastique soient reliées convenablement à un appareil enregisteur; celui-ci traduirait et fixerait alors, sur deux courbes indépendantes et juxtaposées, toutes les valeurs de l'allongement imprimé au tendon par chaque contraction musculaire; c'est une condition indispensable à l'utilisation du procédé.

» *Description du dynamographe.* — Il est facile de réaliser effectivement les conditions qui viennent d'être supposées. D'abord on peut rendre élastique une région du tendon du muscle releveur de la lèvre. Pour cela, il suffit d'exciser une partie de ce tendon et de la remplacer par une lanière de caoutchouc. Celle que j'emploie est un morceau de tube mince, de 3^{mm} de diamètre et de 3^{cm} de longueur. Avec ces dimensions, cette pièce, qui constitue l'organe fondamental du dynamographe, présente une sensibilité suffisante et n'apporte pourtant pas de trouble notable dans la manière de travailler du muscle.

» Pour l'inscription des mouvements qui servent à la détermination du travail, les deux extrémités du ressort sont reliées par des fils fins et souples, aux leviers de deux tambours transmetteurs que l'animal porte sur le nez, tambours conju-

gués avec deux autres tambours récepteurs ou inscripteurs.

» Les tambours transmetteurs sont fixés, par des organes appropriés, sur une tige implantée, au moyen d'un pas de vis, entre les os propres du nez et dans l'épaisseur de la cloison nasale. On dispose ces tambours de manière que les deux fils qui en actionnent les leviers s'échappent dans le même sens, en suivant la direction du tendon et en formant un même angle, extrêmement aigu, avec cette direction; ces fils doivent tomber à angle droit, à peu près, sur l'extrémité des leviers.

» Quant aux tambours inscripteurs, on les superpose exactement, pour que les axes des leviers soient placés dans le même plan et que leurs pointes, légèrement en avance l'une sur l'autre, dans le but d'éviter l'accrochement réciproque, se trouvent en rigoureuse coïncidence; elles tracent alors, sur le papier noirci du cylindre enregistreur, soit une seule et même ligne, formant abscisse, si l'enregistreur se meut, le muscle restant au repos, soit des arcs parfaitement parallèles, quand c'est le muscle qui fonctionne et le cylindre enregistreur qui garde l'immobilité.

» Les membranes de chaque groupe de tambours doivent avoir la même épaisseur et la même tension; les leviers, la même longueur. Alors tous les mouvements imprimés au ressort, sans changements dans les rapports des extrémités de celui-ci, respectent tout à fait la coïncidence des pointes écrivantes. Cette égalité, dans la sensibilité des deux systèmes, est, du reste, facile à acquérir si elle n'a pu être obtenue d'emblée par les soins apportés à la construction : les petites corrections dont on peut avoir besoin sont demandées à de légers changement dans la position du contact des leviers avec leur point d'appui.

» *Indications fournies par le dynamographe.* — Lorsqu'un repas d'avoine est offert à un animal muni de cet appareil, chaque contraction musculaire s'inscrit avec la plus grande régularité, comme le démontre la figure ci-après : c'est un bon échantillon des tracés qu'il est possible d'obtenir. Cette figure représente quatre parties différentes de la feuille de

tracés d'une même expérience. Dans chacune, la ligne pleine donne la représentation graphique des déplacements pour l'extrémité supérieure du ressort et la ligne ponctuée pour l'extrémité inférieure.

» La première section (partie inférieure) a été prise au



moment où, le repas étant en pleine activité, l'animal restait constamment le nez sur l'avoine.

» Le n° 2 figure les contractions du muscle après que l'avoine a été retirée à l'animal et pendant qu'il achève de mâcher la provision accumulée dans la bouche.

» Les n°s 3 et 4 ne sont que la suite, interrompue, du n° 2. On y voit que les contractions deviennent de plus en plus rares avant de s'éteindre tout à fait.

» Dans ces quatre tracés, on peut apprécier le nombre et la durée des contractions musculaires à l'aide du trait *s* qui marque la longueur d'une seconde.

» Avant le repas, la pointe des leviers traçait sur le papier une seule et même ligne. La coïncidence n'a pas tardé à s'altérer quand le muscle est entré en travail. Elle s'est rétablie peu à peu lorsque le muscle est retombé au repos. Ceci indique un accroissement de la tonicité permanente du muscle pendant les phases d'activité.

» Une brusque et brève ascension répond dans chaque courbe à la contraction du muscle. La différence entre les sommets des deux courbes mesure à la fois, d'une part, l'effort fait par le muscle pour tendre le ressort, c'est-à-dire la résistance mise en mouvement par la contraction, d'autre part la longueur du chemin que parcourt cette résistance.

» *Transformations en mesures absolues des indications du dynamographe.* — C'est grâce à un étalonnage, fait avant et surtout répété après l'expérience, que ces indications graphiques relatives peuvent être transformées en indications absolues de poids soulevés verticalement à certaines hauteurs.

» Cet étalonnage peut s'exécuter sur l'animal lui-même, l'appareil étant en place; mais il est plus sûr et plus commode d'agir sur l'appareil isolé. On fixe les deux tambours transmetteurs sur une tige verticale, qui sert également à suspendre le ressort de caoutchouc, *par son extrémité inférieure*, maintenu fixe. L'extrémité supérieure, dirigée en bas, porte un très faible poids donnant au ressort la légère tension qu'il doit avoir, quand il est en place, pour fonctionner régulièrement. Le ressort est ainsi suspendu le long d'une règle métrique, permettant de mesurer très exactement les allongements que lui font subir des poids graduellement croissants ou décroissants. Les leviers des tambours inscripteurs s'écartent plus ou moins sous l'influence de la traction exercée par ces poids. On inscrit ces écartements sur le cylindre enregistreur, en même temps que les allongements et les poids auxquels ils correspondent, et l'on se procure ainsi les éléments nécessaires pour construire une double échelle, celle des poids soulevés et celle de la hauteur à laquelle atteignent ces poids.

» La disposition de l'appareil, pour l'étalonnage, pourrait être inverse, c'est-à-dire que l'extrémité inférieure ou fixe du ressort serait dirigée en bas et l'extrémité supérieure ou mobile dirigée en haut. Il faudrait alors, pour faire agir les poids sur cette dernière extrémité, la prolonger par un fil passant sur une poulie. Cette disposition n'aurait d'autre avantage, si c'en est un, que de simuler un peu mieux les conditions d'application de l'appareil à l'animal.

» Grâce à l'emploi de ces deux échelles et des branches d'un compas, toutes les indications fournies par les feuilles de tracés peuvent être traduites en indications de travail effectué. Il suffit de prendre avec un compas l'espace qui sépare les sommets des deux courbes et de reporter l'intervalle obtenu sur les deux échelles, pour avoir à la fois les éléments de la détermination du poids qu'aurait mis en mouvement chaque contraction et de la hauteur à laquelle celle-ci aurait soulevé ce poids.

» Dans les cas les plus simples, ceux où, dans l'intervalle des contractions, les deux lignes de tracés sont à peu près en coïncidence et marquent qu'il n'y a pas augmentation sensible de la tonicité naturelle, la détermination n'exige aucune traduction spéciale en ce qui concerne la hauteur. C'est autre chose pour la détermination du poids. A l'égard de celle-ci, on doit considérer que la contraction musculaire commence à s'exercer tout à fait au début, sur une résistance voisine de zéro, et que le maximum de résistance vaincue n'est atteint que graduellement, après passage par toutes les valeurs intermédiaires entre zéro et ce maximum. C'est donc seulement la moyenne de ces valeurs, c'est-à-dire la moitié du maximun qui représente le poids réellement entraîné par la contraction musculaire.

» Il y a des cas plus compliqués : c'est quand le tracé de l'extrémité supérieure du ressort reste, soit accidentellement, soit en permanence, au-dessus du tracé de l'extrémité inférieure, dans les intervalles qui séparent les contractions les unes des autres. L'action du muscle s'exerce alors sur une ésistance ayant déjà une certaine valeur et dont il faut, na-

turellement, tenir compte dans le calcul du travail accompli par la contraction musculaire. C'est toujours très facile. D'une manière générale, l'évaluation du travail se compose alors de deux éléments : 1° celui dont il vient d'être question, c'est-à-dire la moyenne des valeurs par lesquelles passe la tension du ressort depuis son minimum (qui est alors toujours supérieur à zéro) jusqu'à son maximun ; 2° la valeur de la résistance primitive sur laquelle s'exerce la contraction musculaire jusqu'au début de la période où cette résistance s'accroît assez pour déterminer un brusque et notable surcroît de l'allongement du ressort.

» *Détermination du travail du muscle.* — Rien n'est plus variable que ce travail. En voyant manger les vieux sujets qui sont destinés aux expériences, on peut à coup sûr dire à l'avance quels sont ceux dont le muscle donnera des indications de grande activité et ceux chez lesquels le travail musculaire se montrera languissant. Cela dépend surtout de l'état des dents.

» Première expérience. — Sujet de forte taille, très amaigri, encore vigoureux, mauvaise dentition, mastication irrégulière, mouvements de la lèvre supérieure peu étendus et mous. Il est facile de prévoir que l'activité du muscle se montrera très faible.

» L'application du dynamographe est faite sur ce sujet dans des conditions toutes particulières. On fixe l'extrémité inférieure du ressort de manière à empêcher toute transmission de l'action du muscle à la lèvre. Il ne se produit donc pas, à proprement parler, de travail mécanique. Chaque contraction est consacrée purement et simplement à l'allongement et à la distension du ressort, dont l'élasticité, lorsque le muscle se relâche, restitue à celui-ci l'énergie qu'elle en a tirée. Mais, d'après ce qui a été établi par les expériences sur la contraction à vide, l'effort musculaire peut, dans ce cas, être considéré comme étant à peu près équivalent à celui qui engendre du travail.

» Les tracés obtenus ainsi sont fort beaux. L'analyse appliquée à l'une des parties les plus faciles à traduire a donné les résultats suivants :

» On comptait 178 contractions par minute.

» Chacune d'elles était capable de soulever, en moyenne, un poids de

$$27^{gr},62$$

à une hauteur de

$$1^{cm},17,$$

ce qui fait en grammètres, pour chaque contraction....... 0,323154
ou, pour le travail total du muscle, en une minute......... 57,521412

» DEUXIÈME EXPÉRIENCE. — Sur un grand cheval maigre; bonne dentition; mange bien; très tranquille et très commode. Quatre jours auparavant, il avait subi la section du tendon du muscle releveur de la lèvre du côté droit. L'application du dynamographe est donc faite à gauche. C'est ce sujet qui a fourni les tracés reproduits par la figure. Voici les résultats obtenus par l'analyse et la traduction d'une partie des tracés :

Nombre de contractions par minute		162
Poids moyen que chaque contraction était capable de soulever.		76gr,17
Hauteur moyenne du soulèvement		2cm,46
Travail en grammètres	par contraction	1,873
	évaluation totale pour une minute.	303,552

» Le muscle pesait 21gr,35 ; donc le coefficient du travail en une minute pour 1gr de muscle, représentait, en kilogrammètres,

0kgm,014217,

c'est-à-dire, en équivalence calorique,

0cal,0003353.

» TROISIÈME EXPÉRIENCE. — Petit bardeau, aveugle, ayant les lèvres très minces et très mobiles. L'animal est un peu difficile ; néanmoins l'application de l'appareil s'est faite dans de bonnes conditions. On a pu aussi faire convenablement les opérations nécessaires pour mesurer la quantité de sang qui traverse le muscle et déterminer la quantité d'oxygène que celui-ci prend au sang. Voici les résultats obtenus :

Poids du muscle		13gr
Quantité moyenne du sang qui le traversait en une minute	Repos	1,84
	Activité	7,80
Quantité d'oxygène cédé au muscle par 100gr de sang (1)	Repos	0,00407
	Activité	0,01264
Nombre de contractions par minute		134
Poids moy. que chaque contraction était capable de soulever.		77gr
Hauteur moyenne du soulèvement		1cm,625
Travail en grammètres	Par contraction musculaire	1,251
	Évaluation totale pour une minute.	167,667

» D'où l'on tire, pour 1gr de muscle et une minute de temps :

	Repos.	Activité.
1° Coefficient de l'irrigation sanguine	0gr,141	0gr,600
2° Coefficient de l'absorption de l'oxygène.	0gr,00000573	0gr,00007584
3° Coefficient du travail mécanique	»	13grm
4° Le même en équivalence calorique	»	0cal,000031

(1) Les prises de sang pour l'extraction des gaz ont été faites à un moment où l'activité du travail ne peut être garantie avoir été équivalente à celle qu'il présentait quand on a pris les tracés destinés à le mesurer.

» Cette expérience, intéressante par le nombre et la nature des renseignements qu'elle fournit, doit d'abord être rapprochée de celle qui précède, pour montrer la remarquable concordance des résultats, en ce qui regarde la détermination du travail mécanique : les chiffres 14 (fort) et 13 (faible) grammètres qui expriment le coefficient de ce travail mécanique sont, en effet, très rapprochés l'un de l'autre. Cette concordance n'a rien d'étonnant, quoique les deux sujets de ces expériences différassent l'un de l'autre autant qu'il est possible. Mais ils se ressemblaient en ce point, qu'ils faisaient fonctionner leurs lèvres, le petit surtout, avec une grande vivacité.

» Naturellement, la concordance se retrouve dans la valeur du coefficient du travail exprimé en équivalence calorique :

Pour la deuxième expérience, environ......	$0^{cal},00003350$
Pour la troisième expérience, environ......	$0^{cal},00003050$

» D'après l'expérience de ma précédente Communication (page 298), si l'on avait déterminé directement, par la méthode autocalorimétrique, le coefficient de la quantité de chaleur absorbée par le travail, on aurait obtenu des chiffres sensiblement plus élevés, c'est-à-dire :

Comme minimum..........................	$0^{cal},00003500$
Comme maximum..	$0^{cal},00004200$

» Quoique la concordance entre ces chiffres et les précédents ne soit plus qu'une approximation un peu éloignée, elle n'en est pas moins intéressante à constater; car elle fait prévoir tout le parti qu'on pourra tirer du rapprochement des résultats des méthodes à l'aide desquelles j'ai cherché à déterminer directement le travail mécanique des muscles et son équivalence calorique.

» On arrive, du reste, à constater les plus intéressantes analogies quand on poursuit la comparaison des résultats de l'expérience rappelée plus haut et consacrée à la mesure des quantités de chaleur, par la méthode autocalorimétrique, avec ceux qui auraient été obtenus, dans le cas de la pré-

sente expérience troisième, par l'emploi de la même méthode.

» Admettons le fait, très probable, que les températures excédentes auraient été les mêmes dans les deux expériences, soit 0°,47 pour les muscles fonctionnant à vide et 0°,42 pour les muscles faisant du travail; voici les résultats du rapprochement de ces deux expériences :

	MUSCLE DE L'EXPÉRIENCE ANTÉRIEURE.		MUSCLE DE L'EXPÉRIENCE ACTUELLE.	
	A. CHALEUR totale en 10 minutes dans un muscle pesant 22gr,50.	B. COEFFICIENT pour 1 minute de travail et 1 gr. de muscle.	C. CHALEUR totale en 10 minutes dans un muscle pesant 13 gr.	D. COEFFICIENT pour 1 minute de travail et 1 gr. de muscle.
	cal.	cal.	cal.	cal.
1° Excédent de chaleur produite dans le muscle se contractant à vide.....	0,072850	0,000323	0,042770	0,000329
2° Excédent de chaleur produite dans le muscle fonctionnant utilement.	0,065100	0,000289	0,038220	0,000294
3° Quantité de chaleur absorbée par le travail mécanique du muscle.	0,009300	0,000034	0,004550	0,000035

» Il suffit de jeter les yeux sur les deux colonnes de coefficients (B et D) pour constater, non pas seulement la ressemblance, mais la presque identité des chiffres qui expriment ces coefficients. Ce n'est là, sans doute, qu'une rencontre de pur hasard. On ne retrouvera pas, je crois, une pareille égalité dans les chiffres des expériences ultérieures. Un tel degré de concordance n'est pas, du reste, nécessaire pour donner confiance dans les résultats de la présente étude.

» En résumé : 1° il est possible de mesurer avec une approximation suffisante, sur le releveur de la lèvre du cheval, le travail mécanique accompli normalement par le tissu musculaire *en état de fonctionnement physiologique régulier*, aussi bien que l'équivalence calorique de ce travail.

» 2° Suivant les conditions des sujets et de l'exercice des fonctions auxquelles participe le muscle, la valeur du travail est sujette à varier considérablement. Mais, à égalité de conditions, cette valeur est la même chez les divers sujets.

» 3° Dans les cas ordinaires, où la préhension des aliments et la mastication s'exécutent suivant la régularité et l'activité habituelles, la valeur du travail peut être évaluée, *par gramme de muscle et par minute de travail*, à environ 13-15 grammètres, équivalant à 31-35 millioniemes de calorie,

» 4° Mesurée directement au moyen de la méthode autocalorimétrique, la quantité de chaleur ou d'énergie absorbée par le travail serait de 34-41 millionièmes de calorie, chiffres un peu supérieurs aux précédents, mais néanmoins assez concordants avec eux pour que les différences puissent être attribuées aux erreurs inhérentes à des déterminations expérimentales d'une si grande délicatesse. »

IV

DU

TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE ET DE SON ÉQUIVALENCE (1)

I

Au moment même où le grand principe de la conservation de la force faisait son apparition dans le monde scientifique, les physiciens en ont transporté l'application dans le champ de la biologie. L'un d'eux même, M. Hirn, a institué la première expérience physiologique — restée, du reste, unique dans son genre — sur l'équivalence thermique du travail de la machine animale (2).

(1) *Revue scientifique*, 1888.

(2) Tout le monde s'entend sur ce point, que les lois de la transformation et de la conservation de l'énergie doivent être appliquées, dans leur ensemble, aux manifestations de l'activité physiologique des êtres organisés. Ce principe général, né avec la thermodynamique elle-même, développé par les Mayer, les Joule, les Hirn, les Helmholz, les Berthelot, etc., n'a pourtant reçu qu'un commencement de démonstration expérimentale rigoureuse. Mais la logique scientifique impose ce principe à notre esprit, et aucun physiologiste ne songe à se dérober à son application. Il y a toutefois des différences dans la manière dont cette application est comprise. Pour mon compte, j'ai profité des résultats de mes derniers travaux sur la contraction musculaire, pour mettre en relief la notion du *travail physiologique*, considéré en lui-même, indépendamment même des effets par lesquels il se manifeste, considéré aussi comme une transformation *immédiate* de l'énergie chimique qui en est l'origine. J'y ai trouvé, chemin faisant, plusieurs avantages, entre autres celui de simplifier la théorie de la calorification, et cet autre, non moins important, d'éviter les écueils semés autour de l'application des lois de la thermodynamique

Mais les physiciens n'ont guère voulu prendre en considération que le point de départ et le point d'arrivée, l'état initial et l'état final de l'énergie mise en œuvre par la plante ou l'animal vivant. Rien n'est plus simple, en effet, ni plus constant, théoriquement, que l'évolution de l'énergie ainsi considérée chez l'être organisé. On voit, d'une part, qu'il puise dans les réactions chimiques dont il est le siège la force originelle nécessaire à l'entretien de ses merveilleux mouvements intérieurs; d'autre part, on constate que cette énergie chimique se retrouve *tout entière*, au bout de la série de ses mutations, sous forme d'énergie calorifique sensible ou d'une quantité équivalente de travail mécanique extérieur : voilà le principe satisfait.

Cela peut suffire au physicien, mais non pas au physiologiste. Pour lui, ce qu'il y a de plus intéressant dans la série des transformations qu'éprouve l'énergie chez l'être vivant, ce sont justement les actes intermédiaires, les métamorphoses qui s'intercalent entre le travail chimique initial et la production finale de chaleur sensible et de travail mécanique : c'est en deux mots le *travail physiologique*.

A quoi bon, dira-t-on, faire intervenir cet intermédiaire, si l'existence en est indifférente à la démonstration du principe de la conservation de la force? Le *travail physiologique* est-il bien, du reste, une métamorphose spéciale de l'énergie, métamorphose distincte des transformations d'ordre physique qui la précèdent ou qui la suivent?

au travail physiologique qui se traduit par les manifestations de l'instinct et de l'intelligence (voir, dans la *Revue* de 1886, 2e sem., et 1887, 1er sem., la discussion soulevée par M. Gautier et à laquelle ont pris part MM. Ch. Richet, Herzen, Hirn). Le terrain sur lequel j'ai été amené permet, en effet, à tous les physiologistes, quelle que soit leur opinion sur la nature et l'origine de la pensée, de se rencontrer pour étudier ensemble la délicate question des transformations de l'énergie dans les centres cérébraux.

La présente étude formait d'abord un mémoire considérable. Il m'a paru que l'idée essentielle que j'y voulais mettre en lumière ne se dégageait pas assez nettement et se noyait dans les détails ambiants, soit historiques, soit critiques. J'ai mis un véritable acharnement à résumer ce mémoire. De suppression en suppression, il en est arrivé à prendre sa forme actuelle, qui est une exposition systématique ou dogmatique pure et simple.

Il y a là une courte discussion préalable qui s'impose.

Le muscle va nous servir d'exemple pour établir nos propositions.

Son rôle est de produire du travail mécanique, avec accompagnement de dégagement de chaleur. C'est effectivement en vue de cette production de mouvement qu'il est commandé au muscle de se contracter. Allons-nous donc considérer le travail mécanique comme la raison d'être directe, immédiate, du fonctionnement de l'organe? Il semble que rien ne soit plus légitime. Ce ne serait pourtant là qu'une conclusion très aventureuse.

La curieuse expérience (1) du muscle, entraîné par le mécanisme de la synergie fonctionnelle, à se contracter à vide, sans faire aucun travail extérieur, avec la même vigueur que s'il en produisait, en absorbant la même quantité d'oxygène et en rendant la même quantité d'acide carbonique, cette expérience, dis-je, force à envisager les choses d'une tout autre manière. Le déterminisme de la fonction musculaire ne réside pas dans le résultat final pour lequel elle s'accomplit, c'est-à-dire dans son effet utile. Il ne réside pas davantage dans l'échauffement qui accompagne toujours le travail, échauffement superflu, inutile, nuisible même (on le verra plus loin) et qu'il serait absurde de considérer comme le but ou l'excitant de la fonction du muscle.

Du moment que la stérilité de la contraction musculaire n'entraîne aucune modification dans la manière dont cette contraction s'exécute, on est bien forcé d'admettre qu'elle doit être considérée en elle-même comme un mode de manifestation de l'énergie. C'est le *raccourcissement* actif du muscle, c'est-à-dire la *mise en jeu* de sa *contractilité* qui constitue le *motif* essentiel de sa fonction, le véritable *travail* commandé à l'organe par les excitations cérébro-spinales. Les physiologistes n'ont donc pas le droit de négliger cet important facteur dans leur étude des transformations de l'énergie chez les êtres vivants.

Voilà un premier point fixé. Il en reste un second à discuter.

(1) *Comptes rendus,* t. CIV, p. 1763. — Voir ici page 287.

Cette mise en jeu de la contractilité musculaire constitue-t-elle bien du *travail physiologique*, c'est-à-dire un travail spécial permis seulement à la matière vivante? Il semble que, pour établir la spécialité du travail physiologique, nous ayons mal choisi notre exemple, en prenant celui du muscle. La contractilité paraît se confondre, en effet, avec l'élasticité musculaire. On a même considéré cette élasticité comme la cause prochaine du mouvement, du travail mécanique extérieur que le muscle est chargé d'accomplir, ce qui est tout à fait vraisemblable. Mais cela ne ferait pas que la contractilité et l'élasticité soient une seule et même chose. Si intimement unies qu'elles soient, ces deux propriétés n'en restent pas moins distinctes : celle-ci n'est que le résultat de la mise en jeu de celle-là. L'une est la cause de l'autre ; la contractilité entre en action la première ; c'est elle qui adapte le coefficient de l'élasticité du muscle aux conditions du fonctionnement de l'organe, en proportionnant ce coefficient à l'effort exigé par la résistance à vaincre.

Mais nous admettrons, si l'on veut que la contractilité ne soit qu'un mode de l'élasticité. Quelle différence entre l'élasticité physique des corps inanimés et cette élasticité active qu'acquiert le muscle en état de contraction ! Ce nom d'élasticité n'empêchera pas l'activité propre du tissu musculaire d'être une manifestation d'un caractère spécial essentiellement biologique, une forme particulière, physiologique de l'énergie.

Il y a un certain intérêt à en faire la démonstration.

Pour cela, nous allons successivement considérer et comparer trois cas.

Premier cas. Le piston d'un corps de pompe est chargé de poids faisant équilibre à la tension d'une certaine quantité de vapeur d'eau accumulée sous la face inférieure du piston. Si l'on enlève la moitié des poids que celui-ci supporte, il montrera en soulevant les poids restants, jusqu'à ce que la vapeur soit assez détendue pour arriver à un nouvel équilibre avec la charge du piston. Ce travail une fois accompli, le piston et sa charge resteront soulevés sans aucune dépense d'énergie, si au moins l'appareil est assez bien enveloppé pour qu'il n'y ait point déperdition de chaleur.

Deuxième cas. Supposons maintenant une lanière de caoutchouc fixée par l'une de ses extrémités et supportant, à l'autre extrémité, des poids qui l'allongent. Qu'on retranche brusquement la moitié de ces poids et l'on retrouvera exactement les résultats du premier cas; les poids restants seront soulevés jusqu'à ce que le raccourcissement de la lanière en ait ramené la tension au degré voulu pour faire équilibre à la nouvelle charge. Puis, ce travail effectué, les poids garderont indéfiniment la position que le mouvement ascensionnel leur aura fait prendre.

L'identité des deux cas se manifeste d'une manière frappante, avec cette simple différence que, dans un cas, c'est l'élasticité de la vapeur qui entre en jeu, dans l'autre, celle du caoutchouc. Ici et là, la détente d'un corps élastique soulève une charge et produit ainsi du travail mécanique. Ici et là, la charge reste soulevée, équilibrée qu'elle est par la tension du corps élastique, sans dépense aucune d'énergie.

Troisième cas. Au lieu d'une lanière de caoutchouc, c'est un muscle actionné par la volonté — le biceps, par exemple, — que nous allons considérer, soutenant des poids élevés à une certaine hauteur, parfaitement fixe. La brusque soustraction d'une partie de ces poids permettra au muscle d'entrainer le reste dans un mouvement ascensionnel, qui s'arrêtera quand la tension musculaire sera descendue à la valeur de ce reste de la charge, á supposer toutefois, que l'action nerveuse ne modifie pas le coefficient d'élasticité qu'elle a primitivement communiqué au muscle. Jusqu'à présent le troisième cas ne diffère pas des deux premiers. L'élasticité du muscle s'est comportée comme celle de la vapeur et de la lanière de caoutchouc. La tension musculaire a fourni du travail mécanique, quand on a diminué la charge à laquelle elle faisait équilibre. Mais là s'arrête l'analogie.

En apparence, celle-ci semble se poursuivre jusqu'au bout. La charge, arrivée à sa nouvelle position d'équilibre, s'y maintient fixe. Est-ce par le même mécanisme que dans les deux autres cas? Oui, sans doute, si l'on veut dire que c'est par la même intervention d'une tension élastique opposée et équivalente à la charge. Seulement, dans les deux pre-

miers cas, cette tension, une fois acquise, s'entretient sans travail, sans dépense d'énergie. Dans le cas du muscle, au contraire, la tension résulte du mouvement vibratoire incessant dû à la mise en jeu de la contractilité, c'est-à-dire au *travail physiologique* du muscle. Si le soutien d'un poids n'est pas du travail, comme l'entendent les mécaniciens, et ne consomme aucune énergie, il n'en est pas moins vrai qu'un muscle soutenant une charge *travaille à sa manière*, plus ou moins suivant le poids de la charge, et que ce travail entraîne une dépense plus ou moins grande d'énergie. Le muscle travaille si bien qu'il en résulte une fatigue à laquelle il ne pourra bientôt plus résister; il laissera tomber le poids et éprouvera, pendant un certain temps, la sentation de brisement plus ou moins douloureux qui accompagne toujours la fatigue. Nous connaissons maintenant, depuis les enseignements fournis par l'expérience du muscle qui se contracte à vide, à quelle manière de travailler nous avons affaire, dans ce cas particulier; c'est la même que quand le muscle fait du travail mécanique réel : le débit du sang s'accélère, l'absorption de l'oxygène et l'élimination de l'acide carbonique deviennent beaucoup plus considérables; en d'autres termes, les réactions chimiques prennent une grande activité et développent de la force vive, qui se traduit par la mise en œuvre de la contractilité, c'est-à-dire par le *travail physiologique* du muscle.

En résumé, quand la tension de la vapeur ou d'une lanière élastique soutient un poids en l'air, après l'avoir soulevé à une certaine hauteur, il n'y a plus ni travail ni consommation d'énergie. Si c'est l'élasticité musculaire qui soulève le poids et le maintient ensuite immobile, il y a continuation de consommation d'énergie, parce que l'élasticité musculaire est *créée* par la mise en jeu de la contractilité, autrement dit par le *travail physiologique* du muscle.

Donc, de quelque nom qu'on appelle l'activité propre du tissu musculaire, le travail dû à cette activité se présente bien avec les caractères d'une forme particulière de l'énergie. Mais, en réalité, l'analyse qui vient d'être faite démontre qu'il faut distinguer trois choses dans l'action du muscle:

1° La mise en jeu de la contractilité, c'est-à-dire le vrai *travail physiologique* du muscle ;

2° L'*effet* immédiat de ce travail physiologique, consistant dans la création de l'élasticité qui permet à l'organe d'accomplir son travail mécanique ;

3° Le *résultat* du travail physiologique, autrement dit le travail mécanique extérieur et la chaleur sensible qui l'accompagne.

La discussion dont le tissu musculaire vient d'être l'objet pourrait être étendue aux propriétés biologiques des autres tissus et amènerait aux mêmes conclusions. On arriverait ainsi à prouver que la détermination des relations rattachant, dans les êtres vivants, au système général de la thermodynamique, la mise en jeu de l'*activité spéciale* des éléments organiques constitue le fond même de la physiologie de ces éléments. Qu'on nous laisse donc étudier cette mise en jeu sous le nom par lequel on la désigne depuis longtemps, celui de *travail physiologique;* ce nom a précisément l'avantage de s'adapter à l'idée que les actes d'ordre biologique qu'il désigne sont une forme d'énergie.

II

La détermination de l'équivalence du *travail physiologique* dépend essentiellement des renseignements que l'expérience peut donner sur l'*origine* et la *fin* de ce travail. Nous chercherons à nous procurer ces renseignements en continuant à nous servir de l'exemple du muscle en action, exemple qui est très commode pour les démonstrations qu'exige le sujet.

A quelle transformation *prochaine* d'énergie est due le *travail physiologique*, c'est-à-dire la *mise en jeu de la contractilité* du muscle ?

Ce sont, comme on le sait, les *ingesta*, aliments d'une part oxygène de l'air d'autre part, qui forment le fond général où tous les organes puisent l'énergie nécessaire à leur fonctionnement. Le tissu musculaire, comme tous les autres, contient

dans l'intimité de sa trame l'énergie chimique potentielle puisée à cette source commune; la combinaison de l'oxygène, corps comburant, avec les matières combustibles du tissu, d'autres combinaisons moins importantes transforment cette énergie potentielle en énergie actuelle : voilà autant de points sur lesquels tout le monde est d'accord. On s'entend moins sur ce qui se passe ensuite: les uns pensent que les réactions chimiques dont il vient d'être question engendrent de la chaleur qui se transforme ensuite en travail physiologique; les autres estiment que la transformation préalable en chaleur est parfaitement inutile et que l'énergie chimique peut devenir directement de l'énergie physiologique. C'est à cette dernière opinion que l'ensemble des faits donne raison.

Il y a cependant bon nombre de physiciens et de physiologistes qui considèrent le travail musculaire comme une transformation de chaleur, se plaçant en intermédiaire entre ce travail et les réactions chimiques initiales. L'un d'eux, M. Gavarret, a développé cette manière de voir avec une grande lucidité (1). Pour lui, « le muscle est un *moteur animé* qui, comme la machine à vapeur, utilise de la chaleur pour produire du travail ». C'est une combustion interne et une production de chaleur qui ouvrent la série des actes de la contraction musculaire. Une « portion déterminée de cette chaleur produite », disparaissant « comme agent thermique, est consommée par le *travail intérieur* dont s'accompagne la contraction, est *transformée en contractilité* ». Si le muscle contracté n'exécute point de *travail extérieur*, « toute cette chaleur consommée par le *travail intérieur* dont s'accompagne la contraction, ou *transformée en contractilité*, reparaît à l'état de *chaleur sensible* quand le muscle se relâche ».

Cette comparaison du muscle avec une machine à vapeur a toujours exercé une grande séduction sur les meilleurs esprits, malgré les difficultés que présente son adaptation aux lois fondamentales de la thermodynamique. Et cependant, dès 1846, l'un des créateurs de la thermodynamique,

(1) CHALEUR ANIMALE (*Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, 1re série, t. XV, p. 79).

Joule, faisait remarquer que l'animal ressemble beaucoup plus à une machine électrodynamique qu'à une machine à feu. Mais laissons là ces comparaisons dont il n'y a à tirer, dans le cas actuel, aucun parti utile.

L'hypothèse qui fait dériver le travail physiologique d'une transformation directe de l'énergie chimique est plus simple. Dans cette hypothèse, l'évolution de l'énergie ne comporte que trois stades principaux :

Premièrement, l'énergie chimique potentielle se change en énergie chimique actuelle.

Deuxièmement, l'énergie chimique actuelle se change en travail physiologique intérieur (mise en jeu de la contractilité pour donner au tissu musculaire le coefficient convenable d'élasticité).

Troisièmement, le travail physiologique intérieur (contraction) se change en énergie calorifique sensible, avec ou sans travail mécanique extérieur, suivant les conditions dynamiques dans lesquelles fonctionne le muscle.

Dans cette hypothèse, la chaleur n'est jamais un commencement ni même un intermédiaire ; c'est toujours une fin, l'état final de l'énergie après l'accomplissement du *travail physiologique*.

Il y a plus qu'un intérêt de curiosité à savoir si les combustions dont le tissu musculaire est le siège, au moment où il se contracte, font d'abord de la chaleur qui se transforme en *travail physiologique,* ou si elles produisent directement ce *travail physiologique*. Ce point a une importance capitale, tant pour la théorie de la contraction que pour celle de la calorification. Voyons donc si, comme je l'ai dit plus haut, les faits sont en rapport avec la deuxième manière de voir.

L'hypothèse de la formation préalable de chaleur utilisée par la contraction musculaire a, en sa faveur, un fait qui, s'il était bien établi, aurait une signification péremptoire. Je veux parler du refroidissement dont les muscles seraient le siège quand ils se contractent en produisant une grande quantité de travail mécanique. Ce refroidissement indiquerait bien, en effet, que le tissu musculaire possède l'aptitude

à transformer la chaleur sensible en travail. Aussi les partisans de cette transformation se sont-ils évertués à démontrer par tous les moyens possibles l'existence réelle de ce refroidissement.

A quoi ont abouti ces efforts ?

Aujourd'hui la question est jugée. Voici ce qui reste de la campagne menée en faveur de l'origine thermique du travail musculaire. Veut-on constater quelque apparence de refroidissement dans un muscle qui se contracte en soulevant un poids? Il faut agir sur un organe isolé, fatigué, surallongé par la charge qu'il supporte, laissant apparaître et prédominer peut-être les effets de l'élasticité purement physique de son tissu, effets qui s'accompagnent d'échauffement quand le tissu s'allonge, de refroidissement lorsqu'il se raccourcit. Est-il même certain qu'on puisse reproduire toujours dans ces conditions les faits de refroidissement signalés par quelques auteurs? Il y a des physiologistes expérimentés qui en doutent. Quoi qu'il en soit, ce ne sont là ni des conditions normales, ni des conditions simples permettant, comme on se l'imagine à tort, de mieux démêler les divers éléments qui interviennent dans le mécanisme de la contraction musculaire. Si le fait à l'observation duquel elles se prêtent est exact, il ne vaut, on peut le dire hardiment, que pour ces conditions elles-mêmes, et ne saurait servir de base à une interprétation générale du mécanisme de la contraction normale.

Quand on expérimente dans des conditions physiologiques, on ne constate jamais autre chose que l'échauffement du muscle contracté. Seulement l'échauffement est moins considérable lorsque la contraction produit du travail extérieur positif. A la date de 1843, Joule avait déjà dit que « si un animal est astreint à faire tourner un manège ou à gravir une montagne, il y a tout lieu de présumer qu'en proportion de l'effort musculaire dépensé, il se produit une diminution de la chaleur dégagée dans le système par une action chimique donnée ». Or il n'y a plus à douter maintenant que cette action chimique donnée, nécessaire à l'exercice de la contraction, n'aboutisse *toujours* à la production d'une notable quantité de chaleur, dont la plus grande partie

apparaît sous forme d'énergie calorifique sensible et le reste, sous forme de travail mécanique extérieur. La production de ce travail mécanique n'empêche jamais l'échauffement; elle ne fait que le diminuer, suivant les prévisions de Joule. C'est ce qui résulte des expériences de Béclard sur l'homme vivant. Le fait a été constaté également dans les expériences que Heidenhain a faites sur les muscles morts de la grenouille, puis, plus tard, dans celles de A. Fick et de son élève Danilewski. Et, en effet, si l'on opère sur le muscle isolé, frais, non surchargé, on obtient sûrement, dans tous les cas, l'échauffement classique de la contraction, tout comme Becquerel et Breschet l'ont eu dans les expériences originelles qui ont donné la première démonstration du phénomène.

Faut-il parler maintenant des documents fournis par l'étude de la température pendant l'exercice général, plus ou moins énergique, plus ou moins prolongé ? Ils ne se comptent plus. Tous concluent dans le même sens : l'exercice élève la température. C'est une question déjà vieille. Elle a été rajeunie par la discussion soulevée, il y a plusieurs années, entre quelques expérimentateurs, divisés d'opinion sur les modifications de température qui accompagnent la grande quantité de travail mécanique accompli par les ascensionnistes. Les uns ont avancé que la montée abaisse la température du corps, d'autres qu'elle l'élève, d'autres enfin qu'elle l'abaisse au début pour l'élever plus tard. La vérité est que, dans ce cas, comme dans tous les autres, l'exercice ne va jamais sans une certaine élévation de température.

Les dissidences tiennent à ce que la constatation de la température du corps, pendant une ascension, présente certaines difficultés et exige quelques précautions (Forel). Il est plus délicat qu'on ne le pense généralement de prendre des mesures thermiques exactes chez les sujets soumis à des exercices du corps. Si l'on sait se mettre à l'abri des causes d'erreur (particulièrement la propagation du refroidissement superficiel dû à l'accélération de la respiration et à la sudation commençante), le résultat qui est constamment obtenu quand on monte un escalier, comme lorsqu'on esca-

lade une montagne, c'est une élévation sensible, parfois très notable de la température du corps (1).

Il est peu probable que le fait soit maintenant sérieusement contesté par les partisans de l'origine thermique du travail mécanique dans les êtres organisés. Cependant ceux qui assimilent l'animal à une machine à feu continueront à discuter sur la signification qu'on doit tirer de ce fait. On dira (Herzen) que le travail mécanique effectué par l'appareil musculaire y abaisse réellement la température, mais que cet abaissement est masqué, grâce à l'apport de chaleur du sang, échauffé par la suractivité tout intérieure, communiquée alors aux muscles respirateurs, au cœur et à d'autres organes encore. Mais il est facile d'écarter cette objection, puisque le muscle isolé de toutes ses connexions vasculaires s'échauffe comme celui qui est irrigué par le sang.

Une dernière considération enfin, d'une grande importance, achève de ruiner le système de l'origine thermique du travail des muscles. Quelque opinion qu'on se fasse de la source de ce travail, il reste acquis que le tissu musculaire s'échauffe parfois considérablement pendant son fonctionnement. Le muscle accumule ainsi, sous forme de chaleur sensible, une quantité notable d'énergie potentielle, absolument disponible. Pourquoi ne l'utilise-t-il pas, s'il en a l'aptitude et si c'est en exerçant cette aptitude qu'il provoque la contraction ? Pourquoi ne transforme-t-il pas cette énergie calorique en travail physiologique ? Pourquoi se crée-t-il alors incessamment de nouvelles quantités de chaleur, quand l'action du muscle se prolonge ou s'exagère de plus en plus ? Hé quoi ! l'organe possède déjà plus d'énergie calorique qu'il n'en peut transformer en travail, et il continue à faire de la chaleur pour cet objet ! Il y a là une flagrante contradiction.

Comme les faits s'enchaînent d'une manière plus logique, quand on les considère sous le jour où nous les avons placés,

(1) Les expériences qui ont démontré cet échauffement ont été faites par MM. Forel, Clifford Albutt, Vernet, etc., en contradiction avec celles de MM. Marcet, Lortet, Gay, Herzen, etc.

J'ai beaucoup discuté la question, à une certaine époque, avec mon ami Lortet, dont les études n'ont pas peu contribué à me faire entreprendre les miennes (15 décembre 1890).

en exposant la deuxième hypothèse sur l'origine et la fin du travail physiologique !

La contraction musculaire est, avons-nous dit, une dérivation directe du travail chimique s'effectuant dans le muscle ; il se fait, de ce travail initial, une quantité proportionnelle aux besoins de la production du travail physiologique ; la fin de celui-ci est une transformation en travail mécanique extérieur, pour une petite part et, pour la plus grande part, en chaleur sensible qui doit retourner au monde extérieur par les voies du rayonnement, de la transpiration cutanée et de l'évaporation pulmonaire. Donc, que la production du travail physiologique devienne très active ; qu'il résulte de la transformation finale de ce travail une grande quantité de calorique sensible ; que les voies de dispersion de ce calorique soient alors insuffisantes, la chaleur deviendra de plus en plus abondante dans l'économie animale et pourra même s'accumuler au point d'être singulièrement nuisible. C'est ce qui arrive certainement souvent chez les animaux forcés à la chasse ; on en voit qui présentent des symptômes identiques à ceux des sujets dont on élève la température de 5° à 6° par le chauffage. L'échauffement, par insuffisance des voies de dispersion de la chaleur que le travail accumule dans les organes, ne doit pas non plus être étranger à la mort des animaux domestiques surmenés. Ceux qui offrent le plus de résistance aux exercices violents et prolongés sont, sans doute, les sujets chez lesquels l'accumulation de la chaleur survient le plus tardivement. Qui sait si la thermométrie rectale ne constituerait pas un bon moyen d'apprécier le fond des animaux destinés à se mouvoir rapidement, entraînant ou en portant des fardeaux plus ou moins lourds : les chevaux de selle, par exemple, et plus particulièrement les chevaux de course ?

Ainsi, l'énergie que, pour accomplir leur travail physiologique intérieur, les muscles empruntent au monde extérieur est restituée tout entière à celui-ci, non seulement sous forme de travail mécanique, mais encore et surtout sous forme de chaleur sensible. Sous cette dernière forme, en quelque sorte excrémentitielle, l'énergie qui a traversé l'économie animale ne semble plus pouvoir être utilisée par celle-ci. On

dirait que l'énergie arrive au dernier terme d'un cycle qui, une fois parcouru, l'amène à une porte de sortie définitive.

Cette transformation et cette migration ultimes de l'énergie n'ont pas lieu, toutefois, sans rendre un dernier service à l'animal. C'est évidemment la chaleur sensible ainsi créée qui entretient la température propre du corps et en assure la constance chez les animaux dits à sang chaud. La calorification n'existerait-elle donc pas en tant que fonction indépendante, et serait-elle liée indissolublement à la production du travail physiologique? Il y a tout lieu de le penser, car on peut démontrer facilement que, même à l'état de repos le plus complet en apparence, les divers systèmes d'organes, et surtout les muscles, mettent en jeu l'activité spéciale de leurs tissus ; ils font alors assez de *travail physiologique* intérieur pour suffire, par la transformation du travail en énergie calorique sensible, à l'entretien de la chaleur animale.

III

D'après tout ce qui vient d'être dit, nous sommes assez bien renseignés sur l'*origine* et la *fin* du *travail physiologique*. Malheureusement, nous ne savons rien de l'essence même de ce travail, des relations qui le relient à l'énergie chimique dont il provient et à l'énergie calorifique ou mécanique qui le suit. Son rôle d'intermédiaire nous est tout aussi inconnu, dans son mécanisme, que le rôle analogue rempli par l'électricité dans les circuits de pile, où elle fait éprouver à l'énergie les diverses transformations que l'on sait. Le muscle contracté par la volonté est en état de vibration, et la secousse musculaire unique se présente avec tous les caractères d'une des vibrations doubles dont se compose la contraction prolongée. Est-il possible de tirer de ce fait quelque hypothèse plausible, sur le mécanisme des transformations d'énergie qui se passent dans ce muscle? Peut-être. Mais on ne prévoit pas que, de la théorie adoptée, quelle qu'elle soit, on puisse obtenir des éléments de mesure exacte et de comparaison précise avec les autres formes d'énergie. Le

travail physiologique n'a pas et manquera peut-être toujours d'étalon propre pour l'expression de son équivalence.

Ne pourrait-on pas tourner les difficultés qui environnent la détermination de cette mesure du travail physiologique en visant, non pas ce travail lui-même, mais ses effets, c'est-à-dire, pour le cas particulier du muscle, la création de l'élasticité résultant de la mise en jeu de la contractilité ? Ce point sera examiné plus loin. Pour le moment, il faut faire remarquer que l'absence de tout moyen de mesurer le travail physiologique, ou ses effets, ne peut empêcher d'être exactement renseigné sur la valeur de ce travail, en équivalence thermique ou même chimique. D'après les données précédemment exposées, d'une part, il représente la force vive développée par les réactions chimiques concomitantes ; d'autre part, il est représenté par la chaleur sensible et, s'il y a lieu, le travail mécanique en lesquels il se transforme.

J'ai donné une méthode pour déterminer le surcroît de chaleur qui se produit dans le muscle releveur de la lèvre supérieure du cheval, pendant la contraction synergique à vide, et qui est lié à la création du surcroît d'élasticité active que cette contraction représente. Voici les chiffres qu'on obtient de l'application de cette méthode (1).

Chaque gramme de muscle est traversé en une minute par $0^{gr},800$ de sang, s'échauffant, pendant le passage, de $0^{\circ},47$ à $0^{\circ},49$. En unité de chaleur, cet échauffement, si l'on assimile le sang à l'eau, sous le rapport de la capacité calorique, répond à :

$$0^{cal},000375 \text{ à } 0^{cal},000392.$$

Ces chiffres donnent donc, en valeur calorique, la quantité d'énergie nécessaire pour fournir au muscle l'élasticité dont il a besoin pour accomplir sa fonction. Autrement dit, ils représentent l'équivalent thermique du travail physiologique de l'organe.

Le contrôle de cette équivalence thermique est fourni par les résultats de la détermination du travail chimique (2).

(1) *Comptes rendus*, t. CV, p. 296. — Voir ci-devant page 298.
(2) *Comptes rendus*, t. CIV, p. 1126 et 1352. — Voir ci-devant page 263.

Chaque gramme de muscle absorbe en une minute, pendant le travail, en sus de ce qu'il consomme au repos :

$0^{gr},00012$ d'oxygène,

qui produiraient, en supposant que cet oxygène se combinât en entier avec du carbone libre, pour faire de l'acide carbonique:

$0^{cal},000365$,

chiffre voisin de ceux qui sont donnés par les mesures calorimétriques.

Si, au lieu de prendre l'oxygène absorbé comme mesure de l'énergie chimique mise en mouvement, on prenait l'acide carbonique cédé au sang par le muscle, on obtendrait, par gramme de tissu musculaire et par minute de travail :

$0^{gr},00020$ d'acide carbonique,

représentant

$0^{cal},000440$.

Ce dernier chiffre est sensiblement plus élevé que celui qui répond à l'absorption de l'oxygène, ce qui tient à ce que, pendant le travail musculaire, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus grand que l'unité, tandis que, pendant le repos du muscle, ce rapport est généralement plus petit que l'unité. Mais, toutes compensations faites, on n'en trouve pas moins, dans les chiffres de l'absorption de l'oxygène et de l'excrétion de l'acide carbonique, une confirmation des indications données par la mesure directe de la quantité de chaleur qu'engendre le travail physiologique du muscle. Certes, le

surtout le tableau A, p. 271. Les chiffres cités ici sont ceux des moyennes dudit tableau A, moyennes rectifiées toutefois d'après quelques résultats nouveaux ajoutés à ceux des premières expériences. Mais, comme j'ai eu l'occasion de le dire, ces moyennes n'auront de valeur réelle que quand les expériences auront été beaucoup plus multipliées.

calcul du travail chimique permettrait des conclusions plus nettes s'il était mieux connu. Mais il plane sur ce travail un certain nombre d'obscurités. On ignore la part respective des combustions proprement dites et des autres métamorphoses chimiques. De plus il serait difficile de dire avec certitude quelles sont les substances qui se brûlent directement, ou celles qui entrent dans des combinaisons nouvelles en se dédoublant ou en subissant d'autres changements moléculaires. Ce qui est bien connu, c'est seulement le coefficient de l'absorption de l'oxygène, avec celui de l'excrétion de l'acide carbonique, et l'on avouera qu'on tire de ces deux renseignements les plus utiles indications pour la détermination de l'équivalence du travail physiologique du muscle.

Ainsi, nous pouvons considérer, d'après ce qui précède, le chiffre moyen de $0^{cal},000380$ comme l'équivalent thermique du travail physiologique du muscle (releveur de la lèvre supérieure); ou, en d'autres termes, ce chiffre représente l'énergie dépensée par 1 gramme de tissu musculaire pendant une minute, en accomplissant le travail spécial qui lui fait acquérir la tension élastique nécessaire à son fonctionnement physiologique.

Si le travail physiologique, au lieu d'être tout intérieur (contraction synergique à vide), est lié à une action extérieure utile, le travail mécanique qui en résulte ne représente, en équivalence, qu'une petite fraction de la chaleur totale. La contraction, qui produisait à vide $0^{cal},000380$, fait encore $0^{cal},000335$, quand il y a travail extérieur. Ce travail extérieur absorbe donc seulement $0^{cal},000045$. D'où il résulte que, pour donner au muscle (releveur de la lèvre supérieure) la tension active nécessaire à la production d'une certaine quantité de travail mécanique extérieur, il faut environ huit fois plus d'énergie qu'il n'en est consommé par ce travail. Ce qui revient à dire que le *travail physiologique* représente huit fois plus d'énergie que l'*effet utile* de ce travail.

Dans le cas qui est examiné ici, celui du muscle, l'effet du travail physiologique, c'est la création de l'élasticité nécessaire à l'accomplissement du travail mécanique. Le coefficient de cette élasticité équivaut donc à celui-ci. On ne saurait ad-

mettre, en effet, que le muscle prenne une tension élastique supérieure à celle qu'il dépense en travail mécanique. Il s'ensuit que la valeur de l'*effet* du travail physiologique du muscle pourrait être parfaitement notée, en équivalence mécanique, comme en équivalence thermique. Si donc il y avait constance de la proportion signalée ci-dessus entre la quantité d'énergie absorbée par le travail physiologique et celle qui répond aux effets de ce travail, ceux-ci pourraient très bien servir de mesure *relative* à l'activité du travail physiologique lui-même. Seulement, rien n'est moins prouvé que la constance de cette proportionnalité. Qu'elle existe pour le même muscle et les mêmes conditions de fonctionnement, il n'en faut pas douter. Mais les organes musculaires présentent de nombreuses et très grandes différences dans la longueur et l'arrangement de leurs faisceaux. Ces différences ne sont-elles pas de nature à influer sur la valeur du coefficient de l'énergie consommée par la production d'une contraction donnée, à faire varier ainsi le rapport existant entre le travail physiologique et ses effets? Une seule chose est certaine, c'est que l'élasticité qu'engendre cette contraction donnée produit certainement toujours la même quantité de travail mécanique dans les muscles, quels qu'ils soient, qui en sont les instruments (1).

Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer de nouveau le contraste existant entre la force vive nécessaire à la création de l'élasticité musculaire, d'une part, et la quantité de travail mécanique produit par l'utilisation de cette élasticité, d'autre part. Ce contraste achève de démontrer la différence radicale de l'élasticité physique du caoutchouc et de celle qui est engendrée activement par la contraction dans les muscles. En effet, avec les lanières douées d'élasticité physique, le travail mécanique produit est équivalent à la quantité totale de chaleur dégagée par la tension de la substance élastique.

(1) J'ai laissé subsister tout cet alinéa, quoiqu'il ne soit plus en rapport avec les propositions de mon nouveau travail. Mais la conservation de ma rédaction ancienne permet de se rendre compte de l'évolution que les nouvelles acquisitions expérimentales ont fait subir à la théorie du mécanisme de l'élasticité de contraction (15 décembre 1890).

Toute l'énergie employée pour mettre en jeu l'élasticité se retrouve dans le travail mécanique que celle-ci exécute. On est loin d'une pareille équivalence avec l'élasticité musculaire. Ainsi pour donner à une bande élastique la tension nécessaire au soulèvement d'un poids de 1 kilogramme, à la hauteur de 1 décimètre, il suffit de développer une force vive équivalente à 1/4250 de calorie, tandis que le tissu musculaire n'acquiert la même tension élastique qu'au prix d'une dépense d'énergie environ huit fois plus considérable.

Nous savons maintenant à quoi nous en tenir sur l'origine, la fin et l'équivalence du *travail physiologique* issu de l'activité propre du tissu musculaire. Toutes les données relatives à ce travail sont-elles applicables à celui qui résulte de la mise en jeu des autres propriétés biologiques spéciales dont jouissent les tissus de l'organisme ? C'est ce que nous allons examiner très brièvement.

IV

Le travail musculaire est en corrélation étroite avec celui qui est effectué dans les appareils nerveux. Tantôt, la contraction est provoquée automatiquement par des excitations périphériques transmises aux organes centraux et ramenées, après une certaine élaboration, du centre à la périphérie, dans les organes propres du mouvement. Tantôt, c'est le *souvenir* spontané ou provoqué de ces excitations périphériques qui actionne directement les centres moteurs et qui fait éclater les manifestations du travail musculaire.

Dans les deux cas, il y a mise en jeu des propriétés spéciales, c'est-à-dire *travail physiologique*, des organes périphériques et des organes centraux de l'innervation.

Considérons d'abord les phénomènes qui se passent dans les cordons nerveux. La conduction centripète par les nerfs sensitifs et la conduction centrifuge par les nerfs moteurs constituent un seul et même phénomène; ici et là, ce sont des excitations qui cheminent dans les tubes nerveux, soit de la périphérie au centre, soit du centre à la périphérie. En

quoi consiste ce phénomène de conduction? Quel en est le mécanisme? Quelle part y prennent les manifestations concomitantes dites électrotoniques? Les physiologistes dissimulent la profonde obscurité dans laquelle sont enveloppées ces questions sous l'hypothèse d'un mouvement vibratoire, qui serait imprimé longitudinalement au cylindre-axe, à l'une ou l'autre de ses extrémités, et qui se propagerait jusqu'à l'autre extrémité.

Ce qui est sûr, c'est que cette conduction, toujours accompagnée d'échauffement du nerf (voir les importantes expériences de Schiff sur l'échauffement dans les organes nerveux en activité), résulte d'un certain *travail physiologique*; elle est l'effet du travail propre du tube nerveux, comme la contraction est l'effet du travail propre du tissu musculaire. Celle-ci et celle-là, la contraction musculaire et la conduction nerveuse, se trouvent exactement dans les mêmes conditions, en tant que manifestations spéciales de l'activité des tissus organiques. Seulement dans le tissu musculaire, la manifestation physiologique est très apparente; elle se traduit par des modifications objectives sensibles, des changements de forme et de consistance de la matière vivante; tandis que, dans le tissu nerveux, l'effet du travail ne détermine aucune modification sensible de la matière. Ce travail reste profondément caché, mystérieux, non seulement dans son essence, mais encore dans sa manière de se manifester; on n'en peut constater les résultats que par le travail qu'il provoque dans d'autres organes.

Heureusement, d'après ce que nous avons vu en nous occupant de la contraction musculaire, la question de l'équivalence du travail physiologique peut être étudiée sans tenir compte des effets biologiques mêmes de ce travail. Ces effets restant tout intérieurs, l'énergie au mouvement de laquelle ils sont liés se retrouve intégralement dans les actes thermodynamiques qui précèdent ou qui suivent et qui servent ainsi de mesure au travail physiologique.

Il est certain que le transport des excitations dans les tubes nerveux dépense de l'énergie chimique et restitue intégralement, sous forme de chaleur sensible, l'énergie ainsi provi-

soirement consommée; de même qu'il est non moins certain que, dans telle condition déterminée, le courant d'un circuit de pile absorbe provisoirement l'énergie chimique de la pile pour la restituer immédiatement sous forme de chaleur sensible. Entre les deux cas, il existe même une frappante analogie, quant au mode d'action du travail intermédiaire qui s'interpose entre l'état initial et l'état final de l'énergie. Le courant nerveux et le courant électrique apparaissent comme deux formes d'énergie tout à fait spéciales, dont l'existence réelle ne peut être mise en doute, quoique les relations qui les rattachent à la forme chimique initiale et à la forme calorique finale soient, dans les deux cas, parfaitement inconnues.

Donc, au moment où le nerf fonctionne, c'est-à-dire charrie une excitation nerveuse, la suractivité des réactions chimiques dont il devient le siège, absorption d'oxygène, excrétion d'acide carbonique, met en jeu une quantité d'énergie équivalente à celle du *travail physiologique* du nerf; d'autre part, la chaleur sensible qui apparaît représente également, mais en équivalence calorique, la valeur de ce travail. Ainsi, la somme de chaleur sensible produite par les métamorphoses chimiques que suscite la mise en jeu de la propriété conductrice, dans un nerf moteur ou un nerf sensitif, peut être prise pour mesure de l'énergie dont le fonctionnement de l'organe, c'est-à-dire son *travail physiologique*, n'a été qu'une transformation intermédiaire fugitive.

Ajoutons que toutes les conditions dans lesquelles cette chaleur sensible se manifeste autorisent à la considérer, à l'instar de celle du muscle, comme un *excretum* incapable d'être utilisé ultérieurement dans l'organisme, autrement que pour en entretenir la chaleur propre.

Que si nous considérons maintenant les phénomènes qui se passent dans les centres nerveux, nous trouverons à y faire l'application des mêmes principes.

Ainsi prenons l'élaboration spéciale des excitations périphériques par les centres réflexes chargés de les renvoyer dans les organes musculaires. C'est là essentiellement du *travail physiologique*, accompli par certains groupes de cellules ner-

veuses disséminées dans toute l'étendue de l'axe cérébro-spinal. Or ce travail est analogue à celui des nerfs et à celui des muscles. On peut l'assimiler, lui aussi, à une sorte de mouvement vibratoire qui est nécessairement précédé et suivi des mêmes transformations d'énergie que dans ces deux catégories d'organes.

C'est évidemment la même chose avec les exemples qu'on peut prendre dans la physiologie spéciale de l'encéphale. Une sensation, consécutive à la transmission d'une excitation périphérique quelconque, ne peut être perçue que par la mise en jeu de l'activité des cellules d'un département du cerveau, partant, par la transformation d'une certaine quantité d'énergie. Cette mise en action des cellules cérébrales, c'est le *travail physiologique* de ces cellules, ayant nécessairement pour mesure la force vive, de source chimique, qui lui a donné naissance, ou la chaleur sensible qui a été la transformation ultime du travail.

Il en est nécessairement de même de tous les autres phénomènes dits psychiques. L'activité *spontanée* ou *provoquée* des groupes cellulaires où ces phénomènes s'accomplissent ne peut être soumise à des lois spéciales, au point de vue thermodynamique. Cette activité, mise en jeu, fait du *travail physiologique*, qui ne saurait naître que par la transformation d'une certaine quantité d'énergie chimique et qui ne saurait davantage se manifester sans se transformer lui-même en énergie calorifique sensible. D'où cette curieuse conséquence que le *travail physiologique* par lequel l'être *sent*, *pense*, *veut*, prend part à la fonction toute physique de la calorification.

Tous les actes qui constituent le travail intellectuel sont donc le produit, ou les effets, ou le mode de manifestation de ce *travail physiologique* des groupes de cellules cérébrales. Entre ces actes et le travail dont ils sont l'expression à la fois éclatante et profondément mystérieuse, il y a les mêmes rapports, au point de vue de l'énergétique, qu'entre les diverses sortes de travaux dont il a été question précédemment et les effets physiologiques par lesquels ces travaux se manifestent : par exemple, entre le transport des excitations

nerveuses, d'une part, et, d'autre part, le mouvement moléculaire, de nature inconnue, qui représente le travail physiologique des nerfs; ou bien entre l'augmentation de l'élasticité musculaire, d'une part, et, d'autre part, le travail physiologique, si obscur dans son mécanisme, qu'accomplit le muscle en se raccourcissant activement sans produire de travail mécanique extérieur.

Il résulte de cette analogie que les actes psychiques, dus à la mise en jeu de l'activité spéciale des groupes de cellules cérébrales, sont le produit d'un travail physiologique tout intérieur. Ces actes psychiques ne peuvent donc rien retenir ou détourner de l'énergie qui a fait naître ce travail physiologique et qui est intégralement restituée sous forme de chaleur sensible. Donc, ici encore, ici surtout, peut-on dire, les effets du travail doivent être laissés en dehors du calcul de toute équivalence. On ne saurait comment les y faire figurer.

Du reste, il n'est pas plus nécessaire au succès de l'application, aux êtres vivants, des lois thermodynamiques, de déterminer l'équivalence physique des actes psychiques que de déterminer celle des phénomènes par lesquels se traduisent le travail physiologique des nerfs et celui des muscles. Il suffit de la détermination en valeur chimique, mécanique ou calorique de l'équivalence de ce travail physiologique lui-même, aussi bien dans le tissu musculaire et les tubes nerveux que dans les cellules de la moelle et de l'encéphale. Jamais on n'aura besoin de comparer entre elles les diverses manifestations du travail cérébral chez les différents sujets, par exemple, les conceptions délirantes du fou et les idées créatrices de l'homme de génie. Ces deux sortes de produits de l'activité cérébrale procèdent peut-être d'un travail physiologique équivalent, mettant en mouvement la même quantité d'énergie; c'est assez pour que la théorie thermodynamique soit pleinement satisfaite. Il est inutile de rapprocher directement ces produits l'un de l'autre, de leur chercher une commune mesure. Grand avantage! Il permet au physiologiste de rester sur son terrain, en s'attachant exclusivement au mécanisme même de l'outil de l'intelligence. *Cet outil, ce sont les cellules ou organes élémentaires du cerveau; son travail,*

l'ébranlement vibratoire qu'on suppose lui être imprimé quand il entre en activité; sa dépense, un surcroît d'énergie chimique, qui s'élimine intégralement de l'organisme sous forme de chaleur sensible. Quant aux effets par lesquels se traduit la mise en jeu de ce mécanisme physiologique, ils sont ce qu'ils sont, prodigieusement variés et tout particulièrement intéressants. Mais ce serait compliquer bien inutilement la présente étude que de chercher à les y introduire. Il est facile de voir les nombreux points de contact de cette manière de voir avec celles qui ont été exposées, dans cette même *Revue*, par MM. Armand Gautier et Hirn.

Signalons maintenant le phénomène physiologique le plus répandu dans la nature, aussi bien chez le végétal que chez l'animal; j'entends le travail nutritif auquel sont dues l'édification et la réparation des tissus. Une graine devient un arbre; l'œuf microscopique de tel mammifère, un individu colossal. Il y a, dans cette transformation, création de matière organisée, apparition de tissus nouveaux. Est-ce une simple solidification ou précipitation des substances fluides contenues dans les humeurs nutritives? On n'a jamais pu le croire sérieusement. C'est la segmentation des éléments préexistants qui joue le principal rôle dans la multiplication des éléments anatomiques. Peut-on considérer la division des noyaux et des cellules et l'orientation de leur destinée morphologique ultérieure, ainsi que tous les autres faits de même ordre, comme des phénomènes purement physiques? Lesquels alors? A quelle forme connue d'énergie rattacher ces manifestations toutes particulières de l'activité vitale? Dans l'état actuel de nos connaissances, on le chercherait en vain. Aussi convient-il de considérer ces manifestations, au moins jusqu'à nouvel ordre, comme quelque chose de spécial à l'état de vie, c'est de l'*énergie* ou du *travail physiologique*.

Naturellement ce *travail physiologique* procède, comme les autres, de l'énergie que les réactions chimiques, dont les éléments des tissus sont le siège, font passer de l'état potentiel à l'état actuel. Naturellement encore, l'énergie mise ainsi en mouvement est restituée tout entière au monde extérieur, sous forme de chaleur sensible, et concourt à la calorifica-

tion. Mais c'est là un sujet qu'on peut à peine effleurer, à cause de l'obscurité profonde qui règne sur la nature intime du travail physiologique qui se révèle par les phénomènes de nutrition formative.

Il resterait à s'occuper du travail physiologique des glandes. Mais tout ce qui, dans les actes sécrétoires, n'est pas une simple manifestation mécanique ou physique (osmose, dialyse, etc.) rentre certainement dans la catégorie des phénomènes de nutrition formative. Donc, il n'y a pas lieu de faire, à propos des phénomènes sécrétoires, une démonstration spéciale des relations qui unissent le travail physiologique et les deux formes d'énergie chimique ou calorifique entre lesquelles ce travail est placé.

Nous arrêterons là cette revue. En somme, rien ne s'oppose à ce que la mise en activité de toutes les propriétés biologiques des tissus animaux ne puisse être considérée comme du *travail physiologique*, transformation transitoire d'une quantité donnée d'énergie, qui a sa source et son déversement obligé dans le monde extérieur.

Ce *travail physiologique*, si différent qu'il soit dans les divers tissus organiques, n'en est pas moins toujours semblable à lui-même, par le caractère commun qui vient d'être indiqué : il absorbe et il rend intégralement toute l'énergie qu'il met en mouvement et dont la forme initiale ou la forme finale peuvent indifféremment lui servir de commune mesure.

On chercherait en vain une base, pour cette commune mesure, dans les effets ou le produit du travail physiologique. Ces effets sont trop dissemblables suivant les tissus ; presque aucun de ces effets n'est mesurable ; il n'y a guère que ceux du travail musculaire auxquels on ait pu donner une valeur. Mais comme ces effets ne sont que le mode de manifestation du travail physiologique et non le travail lui-même, il n'y a pas besoin d'en déterminer l'équivalence pour fonder sur des bases solides la thermodynamique physiologique.

Telle est l'application systématique, plus ou moins généralisée, que j'ai cru pouvoir faire de mes études sur la contraction musculaire, relativement à l'énergie physiologique et à son équivalence.

V

Résumons et concluons :

I. — La présente étude sur la thermodynamique physiologique est établie sur les faits fournis par la physiologie du muscle.

II. — L'analyse de la contraction musculaire y démontre l'existence de trois éléments : 1° la *mise en jeu* ou *en activité* de la contractilité, propriété biologique spéciale du tissu musculaire ; 2° l'*effet* immédiat ou direct de cette mise en jeu de la conctratilité, c'est-à-dire la création de l'élasticité, source du pouvoir moteur du muscle ; 3° enfin, le résultat dernier de l'action musculaire, consistant en travail mécanique et apparition de chaleur sensible.

C'est le premier de ces trois éléments qui constitue le *travail physiologique*. Les deux autres n'en sont que les conséquences.

Une semblable analyse peut être appliquée à tous les tissus doués de propriétés biologiques spéciales, comme les cellules et les tubes nerveux, et même être étendue aux phénomènes généraux de la nutrition formative (création et restauration des tissus).

III. — Les apparences de nature des différents *travaux physiologiques* sont fort diverses. Peut-être sont-ils rapprochés par un lien commun. On peut supposer, par exemple, qu'ils consistent dans un mouvement vibratoire spécial, imprimé aux molécules des tissus organiques et dont les effets varient avec la nature et l'arrangement de la matière.

La *nature* du mouvement énergétique qui constitue le travail physiologique étant inconnue dans son essence, il n'y a rien à en tirer pour la détermination d'une commune mesure de ce travail.

Les *effets physiologiques* de ce mouvement ne peuvent être utilisés davantage dans ce but. Ceux qu'on observe dans le muscle sont seuls mesurables, et encore ne représentent-ils pas, en énergie mécanique ou thermique, l'équivalence du

travail physiologique (1). Dans les autres tissus, ils ne sont ni mesurables ni comparables, soit entre eux, chez le même individu, soit chez des individus différents.

Mais comme ces effets constituent tous, sans exception, du travail intérieur purement et simplement, l'énergie qu'ils mettent en mouvement se retrouve tout entière, soit dans les actes thermodynamiques qui précèdent le travail physiologique, soit dans ceux qui le suivent; ces actes se prêtent ainsi aisément au calcul de l'équivalence du travail physiologique, sans qu'on ait à tenir compte des effets spéciaux de ce travail.

IV. — Tout travail physiologique a pour origine première l'énergie que l'animal emprunte, par ses *ingesta*, au monde extérieur, et pour origine directe ou immédiate la force vive développée par les réactions chimiques intérieures du tissu au sein duquel s'accomplit ce travail.

On doit le considérer comme équivalent à cette énergie chimique.

V. — Tout travail physiologique aboutit à une restitution totale, au monde extérieur, de l'énergie que ce travail lui a empruntée.

Cette restitution s'effectue intégralement sous forme d'une quantité de chaleur sensible, qui représente l'équivalence exacte du travail physiologique, quand celui-ci reste tout à fait intérieur.

Si le travail physiologique s'accompagne de travail mécanique extérieur, la quantité de chaleur sensible qu'il produit est diminuée dans une proportion exactement équivalente à la quantité du travail mécanique.

VI. — Cette manière de considérer l'énergie dans les êtres vivants laisse subsister, avec toute leur force, les raisons démontrant qu'il serait contraire aux lois de la thermodynamique de considérer les phénomènes physiologiques intérieurs et, en particulier, les actes dits psychiques comme

(1) Oui, si l'on ne tient compte que de la force élastique effective. Mais l'élasticité active totale du muscle représente bien toute l'énergie chimique originelle mise en jeu pour provoquer la contractilité musculaire, c'est-à-dire pour faire le travail physiologique (15 déc. 1890).

étant capables d'absorber, à l'instar du travail mécanique extérieur, une partie de l'énergie mise en mouvement par le travail physiologique de l'organe dans lequel ces phénomènes s'accomplissent.

VII. — La chaleur n'apparaissant jamais que comme une *fin*, dans la série des transformations de l'énergie, chez les êtres vivants, on ne saurait considérer, au moins dans les conditions normales, la chaleur sensible des tissus comme étant apte à redevenir directement du travail physiologique. Elle affecte, au contraire, le caractère d'une excrétion.

VIII. — Cette chaleur sensible, transformation finale du travail physiologique, est suffisante pour maintenir constante, dans toutes les conditions du repos et de l'activité, la température du corps chez les animaux à sang chaud. La calorification n'a donc pas besoin d'exister et n'existe peut-être pas en tant que fonction spéciale. Elle apparaît généralement comme une conséquence du travail physiologique.

Il en résulte que, si le travail physiologique s'accumule en grande quantité en un temps très court, le corps n'a pas le temps de se débarrasser de la grande quantité de chaleur sensible que le travail y fait apparaître; elle prend alors une valeur qui dépasse les besoins de la calorification; de superflue, la chaleur peut devenir nuisible et arriver même à entraîner la mort.

V

DOCUMENTS NOUVEAUX SUR LE COEFFICIENT DE L'IRRIGATION SANGUINE DANS LE MUSCLE EN REPOS ET EN TRAVAIL (1)

Le mécanisme de l'échauffement du muscle en travail appelle d'une manière toute spéciale l'attention sur l'irrigation sanguine. Celle-ci y joue un rôle important quand les muscles sont, comme le biceps de l'homme, exposés, par leur situation superficielle, à éprouver l'action du rayonnement extérieur. Cette action tend à rendre, au moins dans leurs régions superficielles, ces muscles plus froids que le sang afférent, malgré la production de chaleur qui s'y fait sur place. C'est l'irrigation par ce sang, plus chaud que la substance irriguée, qui empêche alors la température musculaire de subir un abaissement progressif. Si le muscle placé dans ces conditions s'échauffe, ce n'est pas seulement parce qu'il s'y fait plus de chaleur, mais encore et surtout parce que le sang en apporte davantage, la circulation s'accélérant en proportion de l'activité musculaire. Ceci donne à l'étude de l'irrigation sanguine dans le muscle un intérêt particulier. Aussi, en raison du parti que j'ai tiré de cette étude, dans mes recherches sur le travail musculaire et l'énergie qu'il représente, je crois devoir publier un certain nombre de documents, encore inédits, relatifs à cette question de l'irrigation du muscle par le sang.

(1) Ces documents inédits ont été recueillis avec la collaboration de MM. Barrier et Kaufmann.

Les nouvelles expériences que je vais faire connaître ont été exécutées, comme les précédentes, sur le muscle releveur propre de la lèvre supérieure, chez le cheval (1). Il est inutile de revenir sur le manuel opératoire. Je n'aurais rien à ajouter aux descriptions que j'ai déjà données à ce sujet.

Ces nouvelles expériences se rapportent à trois points principaux.

1° *Rapport de l'irrigation sanguine dans l'état d'activité du muscle, en travail physiologique normal, à l'irrigation sanguine dans l'état de repos.*

Au fond, toutes les expériences que j'ai à faire connaître donnent sur ce point spécial des renseignements utiles. Mais il en est qui ne contiennent pas autre chose et ce sont celles-là que je vais faire connaître sous la rubrique ci-dessus. On sait en quoi consistent ces expériences. La veine émergente, souvent absolument unique, du muscle releveur de la lèvre supérieure est mise à nu, liée, et munie d'une canule. Celle-ci permet de recueillir, dans un temps donné, le sang qui a irrigué le muscle, soit dans l'état de repos, soit pendant un repas d'avoine, qui met en fonctionnement incessant tous les muscles des lèvres.

Ces expériences ont été faites tantôt sur un seul muscle releveur, plus particulièrement celui du côté gauche, tantôt sur le muscle gauche et le muscle droit à la fois.

a. — Expériences sur un seul muscle releveur de la lèvre.

Expérience 1. — Vieux cheval encore très vigoureux. L'autopsie a révélé que le sang ayant servi à l'irrigation du muscle n'a pas été intégralement recueilli. Il existait deux petites veinules indépendantes. Le muscle pesait 21 grammes. Chaque prise de sang a duré quatre minutes.

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIV, 25 avril 1887. Voir ici p. 263 et suiv.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle (1).
	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail	2,60	0,65	0,0310
b. Pendant le travail..........	33,88	8,47	0,4033
c. Pendant le repos du muscle après le travail...........	4,52	1,13	0,0538

Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.....

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}} = \frac{8,47}{0,65} = 13,03$$

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}} = \frac{8,47}{1,13} = 7,49$$

Moyenne : 10,145

Expérience 2. — Très fort cheval, vigoureux. L'autopsie a révélé que le sang ayant servi à l'irrigation du muscle a été intégralement recueilli; la veine émergente était unique. Le muscle n'a pas été pesé. On n'a pu donner la même durée à chaque prise de sang (2). Un intervalle de cinq minutes a été mis entre chaque prise.

		Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Moyennes.
		gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail.	1re prise (durée : 5 minutes).....	1,87	0,374	0,345
	2e prise (durée : 5 minutes).....	1,58	0,316	
b. Pendant le travail.	1re prise (durée : 3 minutes).....	44,32	14,773	19,925
	2e prise (durée : 4 minutes).....	100,30	25,076	
c. Pendant le repos du muscle après le travail.	1re prise (durée : 4 minutes......	6,78	1,695	2,195
	2e prise (durée : 4 minutes......	10,78	2.695	

Rapport moyen de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos......................

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}} = \frac{19,925}{0,345} = 57,75$$

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}} = \frac{19,925}{2,195} = 9,08$$

Moyenne d'ensemble : 33,42

Valeur maxima du rapport. $\frac{\text{Travail (2e prise)}}{\text{Repos av. travail (2e prise)}} = \frac{25,075}{0,316} = 79,35$

(1) Les chiffres donnés pour ce coefficient sont nécessairement un peu trop faibles, le sang du muscle n'ayant pu être intégralement recueilli.

(2) Quand l'animal est un peu agité, il arrive qu'on est obligé d'arrêter la prise de sang avant le moment fixé d'avance pour sa durée.

Les deux expériences suivantes ont été faites exactement dans les mêmes conditions que les deux premières. Seulement on y a ajouté un temps : après la constatation des valeurs de l'irrigation sanguine, le sympathique cervical a été coupé du côté du muscle objet de l'expérience. On a cherché ainsi à savoir quelle influence cette opération exerce sur l'irrigation sanguine.

Expérience 3. — Cheval de grande taille, fatigué. L'autopsie a révélé que le sang ayant servi à l'irrigation du muscle a été intégralement recueilli : il n'existait aucune autre veine musculaire que celle qui a été munie d'une canule pour la cueillette du sang. Le muscle pesait 21 grammes. Les prises de sang ont duré toutes quatre minutes. Après la section du sympathique, le débit du sang s'est trouvé un peu entravé par une coagulation commençante dans la canule.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail...........	1,39	0,347	0,0165
b. Pendant le travail.........	42,78	10,695	0,5092
c. Pendant le repos du muscle après le travail...........	16,29	4,072	0,1939
d. Pendant le travail après section du sympathique......	39,38	9,845	0,4688

Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos....

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}} = \frac{10,695}{0,347} = 30,86$$

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}} = \frac{10,695}{4,072} = 2,62$$

Moyenne : 16,74

Expérience 4. — Vieux cheval. L'autopsie a révélé que le sang ayant servi à l'irrigation du muscle a été intégralement recueilli; aucune autre veine que celle qui avait reçu la canule n'émergeait du muscle. Celui-ci pesait 19 grammes. Les prises de sang ont eu toutes quatre minutes de durée. Après la section du sympathique, on n'a constaté aucune tendance à la coagulation dans la canule : le débit du sang n'y rencontrait aucun obstacle.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
A. Nerf sympathique intact :	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail...........	2,68	0,670	0,0352
b. Pendant le travail..........	80,86	20,215	1,0630
c. Pendant le repos du muscle après le travail...........	5,98	1,495	0,0786
B. Nerf sympathique coupé :			
a. Pendant le repos du muscle avant le travail...........	17,00	4,250	0,2230
b. Pendant le travail.........	86,95	21,738	1,1440
c. Pendant le repos du muscle après le travail..........	15,86	3,965	0,2080

Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.		Avant section du sympathique.	Après section du sympathique.
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}}$	$=\frac{20,215}{0,670}=30,20$	$\frac{21,738}{4,250}=5,13$
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}}$	$=\frac{20,215}{1,495}=13,52$	$\frac{21,738}{3,965}=5,50$
	Moyennes :	21,86	5,325

b. — Expériences sur les deux muscles releveurs de la lèvre.

Dans ces expériences doubles, le muscle d'un côté a conservé intacte son innervation vaso-motrice. Du côté opposé, on a sectionné le cordon cervical du sympathique pour l'empêcher d'exercer son action vaso-constrictrice sur le muscle.

Expérience 5. — Vieux cheval, encore vigoureux, très tranquille, mangeant son avoine sans gloutonnerie. C'est du côté droit que le sympathique a été coupé. L'autopsie a révélé qu'à gauche il y avait deux veines émergentes d'inégal calibre : la canule a été placée sur la plus volumineuse. A droite, une seule veine emportait le sang ayant servi à l'irrigation du muscle ; ce sang était donc recueilli en totalité. Il n'est pas possible de dire dans quelle proportion l'existence d'une seconde veine, à gauche, a diminué l'évaluation de la quantité de sang qui traversait le muscle de ce côté.

Le muscle gauche pesait 19gr,60 ; le droit, 21 grammes.

La durée des prises de sang a été uniformément de quatre minutes. On les a faites simultanément à droite et à gauche.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine par minute, pour 1 gramme de muscle.
A. Muscle gauche (sympathique intact).	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail.........	4,30	1,075	0,0548
b. Pendant le travail.........	20,69	5,172	0,2630
c. Pendant le repos du muscle après le travail.........	4,70	1,175	0,0600
B. Muscle droit (sympathique coupé).			
a. Pendant le repos du muscle avant le travail.........	6,54	1,635	0,0778
b. Pendant le travail........	100,33	25,082	1,1914
c. Pendant le repos du muscle après le travail.........	9,36	2,340	0,1114

		Muscle gauche (symp. intact).	Muscle droit (symp. coupé).
Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}}$ =	$\frac{5,172}{1,075} = 4,78$	$\frac{25,082}{1,635} = 15,34$
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}}$ =	$\frac{5,172}{1,175} = 4,38$	$\frac{25,082}{2,340} = 10,71$
	Moyennes :	4,58	13,025

Expérience 6. — Cette expérience, faite sur un vieux cheval, a été la répétition exacte de la précédente. Une différence anatomique s'est rencontrée cette fois encore, dans la disposition de la canalisation veineuse, entre le côté gauche et le côté droit, mais en sens inverse : c'est à gauche que la veine émergente était unique et que le sang recueilli donnait la mesure de l'irrigation sanguine totale; à droite, une veinule de peu d'importance dérivait une petite partie du sang qui avait irrigué le muscle.

Le muscle gauche pesait 18 grammes ; celui du côté droit, 22 grammes.

Toutes les prises de sang ont duré uniformément quatre minutes et ont été faites en même temps des deux côtés.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
A. Muscle gauche (sympathique intact).	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail..........	5,84	1,460	0,0811
b. Pendant le travail.........	66,00	16,500	0,9160
c. Pendant le repos du muscle après le travail....... ..	8,55	2,140	0,1180
B. Muscle droit (sympathique coupé).			
a. Pendant le repos du muscle avant le travail.........	4,55	1,140	0,0518
b. Pendant le travail........	49,48	12,370	0,5623
c. Pendant le repos du muscle après le travail.........	7,00	1,750	0,0795

		Muscle gauche (symp. intact.)	Muscle droit (symp. coupé.)
Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}}$ =	$\frac{16,50}{1,46} = 11,29$	$\frac{12,37}{1,14} = 10,85$
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}}$ =	$\frac{16,50}{2,14} = 7,76$	$\frac{12,37}{1,75} = 7,06$
	Moyennes :	9,525	8,95

2° *Comparaison de l'irrigation sanguine dans le muscle se contractant à vide et dans le muscle qui fait du travail utile.*

Le muscle releveur propre de la lèvre supérieure du cheval se prête particulièrement à cette comparaison, pour les raisons qui ont été exposées dans une de mes études antérieures (1). Entraîné synergiquement, avec ses congénères, dans l'exécution des mouvements labiaux qui ont pour but la préhension et la mastication des aliments, il se contracte toujours avec la même régularité, soit que son tendon, intact, transmette à la lèvre tous les mouvements du corps charnu, soit que, ce tendon étant coupé transversalement, le

(1) Voir p. 286.

corps charnu travaille à vide, sans produire aucun effet utile.

Quelle influence cette ténotomie exerce-t-elle sur le débit du sang, indice de l'activité des combustions intramusculaires? Aux documents que je possède déjà sur le sujet, je puis joindre trois nouvelles expériences. Je vais les faire connaître. L'interprétation trouvera place dans les conclusions de la présente étude.

Expérience 7. — Sur un vieux cheval, on coupe en travers le tendon du releveur droit, et chacun des deux bouts est traversé par un fil d'attente qui permettra de les rapprocher pour reconstituer la continuité du tendon (1). Une canule est adaptée à la veine émergente de chacun des deux muscles. Des deux côtés, cette veine était unique et emportait tout le sang qui avait traversé la substance musculaire : l'autopsie l'a démontré de la manière la plus nette. De plus, pendant que l'animal mangeait son avoine, les deux muscles semblaient fonctionner avec la même activité. Les conditions d'une bonne comparaison se trouvaient donc réunies dans cette expérience.

Poids du muscle gauche : 18 grammes. Poids du muscle droit : 16gr,50.

Pour éviter la coagulation du sang dans les canules, on a fait marcher les opérations avec une grande rapidité : chaque prise de sang n'a duré que deux minutes.

Voici les résultats constatés :

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par min.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
A. Muscle gauche (tendon intact).	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail............	6,58	3,29	0,1828
b. Pendant le travail...........	69,215	34,607	1,9226
c. Pendant le repos du muscle après le travail............	7,60	3,80	0,2111
d. Pendant le travail, 2e *période (rétablissement de la continuité du tendon du muscle droit)*....................	68,03	34,015	1,8897

(1) L'opération a provoqué des contractions du muscle, en sorte qu'il n'était pas à l'état d'organe absolument reposé quand on a commencé à recueillir le sang.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par min.	Coefficient de l'irrigation sanguine. par minute, pour 1 gramme de muscle.
	gr.	gr.	gr.
B. MUSCLE DROIT (tendon coupé).			
a. Pendant le repos du muscle avant le travail............	9,50	4,75	0,2878
b. Pendant le travail...........	40,33	20,165	1,2221
c. Pendant le repos du muscle après le travail............	7,55	3,775	0,2287
B'. MÊME MUSCLE DROIT, *après rétablissement artificiel de la continuité du tendon.*			
d. Pendant le travail (2e *période*).	64,43	32,215	1,9524
e. Pendant le repos du muscle après le travail (2e *période*).	6,00	3,00	0,1818

		Muscle gauche (tendon intact).	Muscle droit (tendon coupé).
Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}}$	$= \frac{34,607}{3,29} = 10,56$	$\frac{20,165}{4,75} = 4,25$
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}}$	$= \frac{34,607}{3,80} = 9,11$	$\frac{20,165}{3,775} = 5,37$
		Moyennes : 9,83	4,81
Id. après rétablissement de la continuité du tendon du muscle droit.	$\frac{\text{Travail (2e période)}}{\text{Repos après travail (2e période)}}$	$= \frac{34,015}{3,80(1)} = 8,95$	$\frac{32,215}{3,00} = 10,73$

EXPÉRIENCE 8. — Cette expérience, exécutée sur un vieux cheval, n'a porté que sur un muscle, celui du côté droit. Le tendon a été préparé pour subir, aux moments opportuns, la section transversale et la suture des deux bouts. A l'autopsie, on a pu constater que la veine sur laquelle était placée la canule ne transportait qu'une partie du sang ayant servi à l'irrigation du muscle. Une autre veine, de diamètre au moins équivalent à celui de la première, charriait à part le sang revenant de la partie inférieure du corps charnu.

Le muscle pesait 21 grammes.

Chaque prise de sang a duré quatre minutes.

(1) Du côté gauche, le sang n'a pas été recueilli pendant la 2e période de repos après travail; en sorte qu'il a fallu se servir, pour l'établissement du rapport, du chiffre obtenu pour la 1re période.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par min.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail (*tendon intact*)	4,70	1,175	0,0559
b. Pendant le travail (*tendon intact*)	18,16 (1)	4,540	0,2162
c. Pendant le travail (*tendon coupé*)	26,14	6,535	0,3114
d. Pendant le travail (*tendon suturé*)	34,66	8,665	0,4129
e. Pendant le repos du muscle après le travail (*tendon suturé*)	7,52	1,880	0,0895
Irrigation sanguine moyenne quand il y a continuité du tendon pendant le travail.	26,41	6,602	0,3144

Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.		Tendon intact.	Tendon coupé.	Tendon suturé.
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}}$	$=\frac{4,540}{1,175}=3,86$	$\frac{6,535}{1,175}=5,56$	$\frac{8,665}{1,175}=7,37$
	$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos après travail}}$	$=\frac{4,540}{1,88}=2,41$	$\frac{6,535}{1,88}=3,47$	$\frac{8,665}{1,88}=4,61$
	Moyennes :	3,135	4,51	5,99

Expérience 9. — Faite d'un seul côté, sur un vieux cheval maigre, de moyenne taille, mangeant bien. On a pu constater, à l'autopsie, que tout le sang du muscle se rendait bien dans la veine qui porte la canule. Mais cette veine recevait aussi, par une petite veinule très fine, du sang provenant du tissu conjonctif sous-cutané. Cette veinule n'a pu contribuer que pour une part absolument insignifiante au débit du sang par la canule.

Le muscle pesait seulement 14 grammes.

Les prises de sang ont duré cinq minutes chacune, sauf erreur pour l'une d'elles, comme il sera dit plus loin. Elles se sont succédé dans l'ordre suivant : 1° une prise avant le travail ; 2° deux prises pendant le travail, le tendon étant intact ; 3° deux prises pendant le travail, le tendon étant coupé en travers.

(1) On a constaté qu'à ce moment, l'animal mangeait avec moins d'activité que dans les deux périodes ultérieures de travail du muscle.

	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par min.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gramme de muscle.
	gr.	gr.	gr.
a. Pendant le repos du muscle avant le travail..........	24,215	4,843	0,3464
b. Pendant le travail, le tendon étant intact (1re prise)... .	76,020	15,204	1,0860
c. Id. (2e prise).........	85,450	17,090	1,2207
d. Pendant le travail, le tendon étant coupé (1re prise)....	50,230	10,046	0,7171 (?)
e. Id. (2e prise).........	52,310	10,462	0,7473 (?)

Rapport moyen de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos.

$$\frac{\text{Travail}}{\text{Repos avant travail}} = \quad \text{Tendon intact. } \frac{16{,}147}{4{,}843} = 3{,}334 \qquad \text{Tendon coupé. } \frac{10{,}254}{4{,}843} = 2{,}117$$

Observations : 1° Pendant le repos, le sang était rutilant, ce qui est en rapport avec l'activité exceptionnelle de son débit.

2° Le sang était moins noir pendant le travail avec tendon coupé que pendant le travail avec tendon intact.

3° Pendant la quatrième prise le débit du sang a probablement été gêné par la présence d'un petit caillot dans la canule.

4° Il y a les plus grandes probabilités pour que la cinquième prise n'ait duré que quatre minutes.

Malgré ces deux imperfections, on a tenu à signaler cette expérience, remarquable par la vaso-dilatation qui existait d'une manière permanente pendant l'état de repos.

3° *Modifications spontanées de l'irrigation sanguine dans le cours d'une longue période de repos d'abord, d'activité ensuite, ou de périodes alternatives de repos et de travail.*

Le but des expériences dont il va être maintenant question était multiple. On voulait principalement s'assurer des caractères de l'irrigation sanguine soumise à une observation prolongée ; mais on a pu constater plus de faits qu'on n'en cherchait, surtout en ce qui regarde le parallélisme de l'activité propre du muscle et de celle de l'irrigation sanguine.

Expérience 10. — L'animal est difficile : un accident a empêché d'introduire une canule dans la veine. Comme on constate qu'il est néanmoins possible de recueillir à peu près intégralement tout le sang qui s'en échappe, on profite de l'expérience pour faire, de l'irrigation

sanguine, une étude de longue durée; l'absence de canule, en effet, favorise la conservation de la fluidité du sang. Ce qui s'est perdu de ce dernier, à chaque prise, est absolument insignifiant et ne peut fausser en rien les résultats obtenus.

On a pu s'assurer à l'autopsie que le muscle ne possédait pas d'autre veine que celle d'où sortait le sang.

Le corps charnu du muscle pesait 22 grammes.

Dans chacune des deux périodes de repos et de travail, ayant duré une heure l'une et une heure dix minutes l'autre, soit en tout deux heures dix minutes, les prises de sang se sont succédé régulièrement de dix en dix minutes. Il y a donc eu six prises de sang dans la période de repos et sept dans la période de travail. Mais la première prise de cette dernière période a échoué à cause des mouvements exubérants de l'animal au moment où il s'est jeté sur l'avoine qu'on lui présentait. L'avidité avec laquelle le sujet a commencé à manger s'est soutenue pendant une demi-heure environ. Puis il s'est graduellement ralenti d'une manière plus ou moins régulière.

Le tableau suivant présente les résultats complets de l'expérience :

		Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine, par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gr. de muscle.
		gr.	gr.	gr.
A. Période de repos durant une heure et divisée en six parties égales.....	I	8,52	0,852	0,0387
	II	6,40	0,640	0,0291
	III	10,22	1,022	0,0464
	IV	13,56	1,356	0,0617
	V	20,98	2,098	0,0954
	VI	39,06	3,906	0,1775
Total en une heure...		98,74		
Moyenne............		16,45	1,645	0,0749
B. Période de travail durant une heure dix minutes et divisée en sept parties égales........	I	gr.	gr.	gr.
	II	156,50	15,650	0,7114
	III	157,80	15,780	0,7173
	IV	95,35	9,535	0,4334
	V	91,00	9,100	0,4136
	VI	69,00	6,900	0,3136
	VII	75,15	7,515	0,3416
Total en une heure...		644,80		
Moyenne............		107,50	10,750	0,4886
C. Nouvelle période de repos. Sang recueilli pendant dix minutes, cinq minutes après qu'on a enlevé l'avoine, l'animal étant calme et ne mâchonnant plus...		37,00	3,700	0,1682

Rapport moyen de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos, avant et après le travail.

$$\frac{107,50}{19,39} = 5,54$$

EXPÉRIENCE 11. — Sur un vieux cheval, maigre, mais très vif, mangeant bien. On n'a pu s'assurer, par l'autopsie, si la veine émergente sur laquelle fut placée la canule était unique ; c'est plus que probable, car cette veine était volumineuse et se montrait formée de deux branches : l'une venant de la partie supérieure du muscle, l'autre de la partie inférieure.

Le muscle pesait 17 grammes.

Cette expérience a été instituée dans le but d'étudier l'influence de l'alternance périodique du repos et du travail sur l'irrigation sanguine. La comparaison de l'état de repos et de l'état d'activité du muscle a pu être faite dans quatre périodes, séparées par un intervalle de temps suffisant pour laisser la circulation sanguine reprendre sûrement les caractères de l'état du repos de muscle. Voici les résultats :

	REPOS.			TRAVAIL.		
	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gr. de muscle.	Quantité totale de sang recueilli.	Valeur de l'irrigation sanguine par minute.	Coefficient de l'irrigation sanguine, par minute, pour 1 gr. de muscle.
N° 1.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Repos (10 m.)	5,2	0,52	0,0306			
Travail (10 m.)				48,7	4,87	0,2864
N° 2.						
Repos (5 m.).	3,5	0,70	0,0412			
Travail (5 m.)				29,1	5,82	0.3423
N° 3.						
Repos (5 m.).	4,9	0,98	0,0576			
Travail (5 m.)				38,7	7,74	0,4553
N° 4.						
Repos (5 m.).	10,0	2,00	0,1176			
Travail (5 m.)				30,6	6,12	0,3600
Moyennes.....		1,050			6,137	

Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail à l'irrigation sanguine pendant le repos :

N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	Rapport moyen
$\frac{4,89}{0,52} = 9,36$	$\frac{5,82}{0,70} = 8,31$	$\frac{7,74}{0,98} = 7,89$	$\frac{6,12}{2,00} = 3,06$	$\frac{6,137}{1,050} = 5,84$

4° *Conclusions sur les résultats des expériences qui viennent d'être exposées.*

Les expériences dont il vient d'être question auraient pu être multipliées davantage et réalisées avec plus de précision à certains points de vue, surtout en ce qui regarde la déter-

mination des conditions d'activité du travail du muscle. Mais telles qu'elles sont, elles donnent des renseignements importants sur les sujets qui nous intéressent le plus. C'est ce qui va ressortir de l'examen des différentes questions que les résultats obtenus dans ces expériences peuvent concourir à éclairer.

a. *Variations de l'irrigation sanguine dans l'état de repos du muscle.* — Dans notre première étude sur ce sujet (Voir p. 275), il avait déjà été démontré que l'irrigation sanguine du muscle au repos est sujette à de grandes variations. Ces variations se sont présentées de nouveau dans les expériences actuelles, et beaucoup plus accentuées qu'elles n'avaient été vues jusqu'alors. Je laisse de côté les différences que les expériences permettent de constater entre deux sujets différents ; la comparaison est toujours difficile en pareil cas, parce qu'on ne peut se prononcer avec certitude sur l'identité ou la différence des conditions dans lesquelles se trouvaient les deux sujets. Toutefois il n'est pas sans intérêt de faire remarquer l'énorme écart qu'on est exposé à observer parfois, sur des sujets différents, entre les quantités de sang qui irriguent le muscle releveur de la lèvre supérieure, pendant le repos de l'organe. Ainsi, au début de l'expérience 3, chaque gramme de muscle ne recevait, par minute, que $0^{gr},0165$ de sang ; tandis que, au même moment de l'expérience 7, un des muscles, le droit, a reçu, par minute et par gramme de muscle, $0^{gr},2878$ de sang ; l'irrigation sanguine y était donc presque 17 fois et demie plus active que dans le muscle de l'expérience 3, les conditions du repos musculaire étant les mêmes *en apparence*. La différence s'élève même encore plus haut, quand on rapproche l'expérience 3 de l'expérience 9. Pendant le repos musculaire, au début de cette dernière, l'irrigation sanguine a pour coefficient le chiffre 0,3464, qui est 21 fois plus fort que celui de l'expérience 3.

En s'en tenant à la comparaison vraiment instructive qui doit être faite ici, c'est-à-dire à celle des diverses activités qu'affecte l'irrigation sanguine dans *le même* muscle, en état de repos, on est exposé, du reste, à retrouver encore des diffé-

23

rences bien remarquables. Ces différences sont peu marquées, il est vrai, dans les expériences 1, 4, 5, 6, 7 et 8, où elles ne réussissent même pas, là où elles sont le plus marquées (*exp.* 1), à atteindre la proportion du simple au double. Mais il en est autrement dans les quatre autres expériences, dont deux, du reste, avaient été disposées de manière à permettre, par leurs conditions de durée, une plus facile constatation de ces différences. Voici, en effet, les résultats qu'ont donné, à ce point de vue, lesdites expériences :

Le muscle en repos, dans l'expérience 11, a reçu à peu près 4 fois plus de sang au début qu'a la fin.

Dans l'expérience 9, l'irrigation sanguine a varié, en activité, de 1 à 6, pendant le repos du muscle.

L'expérience 2 fait constater une différence à peu près équivalente, même un peu plus forte, dans l'activité de l'irrigation sanguine du muscle en repos.

Enfin, on peut voir que la différence, entre le chiffre le plus faible et le chiffre le plus fort de l'irrigation sanguine, à l'état de repos du muscle, dépasse 1 : 11, dans l'expérience 3.

Un fait à peu près constant doit être signalé à l'occasion de ces variations du débit du sang : c'est dans la période qui précède le travail que le repos musculaire s'accompagne d'une irrigation sanguine moins active; la plus grande activité de la circulation se place presque généralement dans la période de repos qui suit le travail. Il est bien évident que la vaso-dilatation considérable occasionnée par le travail physiologique du muscle laisse quelques traces après elle, quand l'organe est rentré dans le repos. Mais cette explication ne s'applique pas à tous les cas. Ainsi, dans l'expérience 10, l'irrigation sanguine a été observée une heure durant, pendant l'état de repos du muscle, avant tout travail, et l'on a vu cette irrigation passer de la valeur 1 à la valeur 6, par accroissements successifs, sauf une petite irrégularité au début. La vaso-dilatation, cause de cet accroissement de la circulation intra-musculaire, n'était point alors un reste de celle qui accompagne le travail physiologique du muscle. Il est légitime de supposer que l'opération nécessaire pour placer la canule veineuse provoque dans le muscle une vaso-constriction ré-

flexe, disparaisant peu à peu et remplacée peut-être, à un moment donné, par une vaso-dilatation, de même origine réflexe.

En tous cas, il est parfaitement démontré que l'irrigation sanguine des muscles, réglée par le mécanisme de la vaso-constriction et de la vaso-dilatation, peut présenter des différences considérables, dans l'état d'inactivité de ces organes. Ce qui se passe au sein d'un muscle dont la veine a été mise à nu et munie d'une canule se reproduit certainement dans l'état physiologique; rien ne s'oppose à ce que les actions vaso-motrices qui règlent le débit du sang, à travers le tissu musculaire, ne produisent des effets aussi accentués dans les conditions normales que dans les conditions expérimentales particulières où ces effets ont été constatés directement. Voilà ce qu'il faut retenir de la discussion qui précède.

b. *Variations de l'irrigation sanguine dans l'état d'activité du muscle.* — En état de fonctionnement physiologique, les muscles reçoivent beaucoup plus de sang qu'en état de repos : ceci sera examiné tout à l'heure. En ce moment, on ne veut pas comparer ces deux états l'un à l'autre ; il s'agit seulement de se rendre compte des variations auxquelles est exposée la suractivité de l'irrigation sanguine dans le muscle qui travaille. Quelle en est l'étendue? Quelles en sont les causes?

Ici encore nous ne nous arrêterons guère à la comparaison qui peut être établie d'un sujet à un autre. Faisons remarquer toutefois qu'en regard des différences individuelles, si considérables, observées quand le muscle est à l'état de repos, celles que l'on constate à l'état d'activité musculaire sont peu prononcées. Mais elles n'en ont pas moins une grande importance, eu égard à la cause principale qui détermine ces différences. Cette cause, en effet, n'est autre que le plus ou moins d'activité fonctionnelle du muscle. Quand l'animal mange son avoine avec avidité et régularité, quand les mouvements des lèvres sont étendus et multipliés, quand on sent, qu'on voit même, sous la peau, le muscle releveur de la lèvre se contracter avec énergie, on peut dire à l'avance que l'écoulement du sang, par la canule de la veine, sera relati-

vement abondant. Malheureusement, on manque de moyens de mesure pour déterminer exactement l'activité de la fonction à laquelle concourt le muscle releveur. L'expérimentateur n'a que son *impression* personnelle, pour apprécier cette activité. Quand on doit en traduire les différences, d'après cette impression, à des jours, des semaines, des mois d'intervalle, sur un certain nombre de sujets d'expérience, on est exposé à donner des indications hasardées.

Mais les observations que l'on peut faire sur le même sujet, dans la même expérience, ne présentent pas cet inconvénient. La comparaison est plus facile et plus sûre. On peut très bien étudier, dans le muscle releveur, la marche parallèle des variations de l'activité fonctionnelle et de l'irrigation sanguine. L'expérience 10 est, sous ce rapport, un type remarquable. Pendant près d'une demi-heure, l'animal s'est appliqué à son repas avec la même ardeur, et le débit du sang par la canule, dans toute cette période, a conservé un taux uniformément élevé. Puis cette belle ardeur s'est ralentie et l'on a vu baisser en même temps le coefficient de l'irrigation sanguine: de $0^{gr},7173$, il tombe à $0^{gr},4334$, $0^{gr},4136$, $0^{gr},3136$, pour remonter, en dernier lieu, à $0^{gr},3416$; il est probable qu'à la fin de l'expérience, l'avoine devenant plus rare, l'animal avait plus d'efforts à faire pour la rassembler sous ses lèvres.

En somme, le coefficient de l'irrigation sanguine a varié, avec celui de l'activité fonctionnelle, dans le rapport de 2,28 à 1, c'est-à-dire qu'il a diminué de plus de moitié. C'est le plus fort écart qu'il m'ait été donné de constater, dans mes diverses expériences. Et je répéterai qu'il a été *cherché* : on a systématiquement prolongé le repas, pour ralentir le fonctionnement du muscle. Dans les expériences où les conditions d'activité fonctionnelle ne sont exposées à subir que de faibles variations, la fixité du coefficient de l'irrigation sanguine, chez le même sujet, contraste prodigieusement avec les écarts considérables de valeur que subit ce coefficient pendant l'état de repos du muscle. Il est bien exceptionnel que ces variations atteignent 1:1,5 pendant le travail, quand, pendant le repos, elles dépassent 1 : 11.

On comprend, du reste, qu'il en soit ainsi, étant donné le mécanisme de ces variations. Dans le travail, la régulation vasculaire est dirigée tout entière du côté de la vaso-dilatation, qui alimente le grand débit de sang dont l'organe a besoin pour trouver l'énergie nécessaire à l'accomplissement de sa fonction. L'effet des influences accessoires peut à peine se faire sentir ; il se noie dans le phénomène essentiel de la vaso-dilatation, en rapport avec l'état d'activité du tissu musculaire. Au contraire, dans l'état de repos du muscle, les vaisseaux, soustraits à cette puissante influence, sont parfaitement aptes à subir l'effet vaso-constricteur ou vaso-dilatateur des moindres excitations propres à provoquer cet effet.

c. *Rapport de l'irrigation sanguine pendant le travail musculaire à l'irrigation sanguine pendant le repos.* — On vient de considérer isolément les résultats donnés par les expériences, dans l'étude de l'irrigation sanguine du muscle en repos ou en travail. Il faut maintenant les rapprocher et les comparer, en un mot tirer des expériences les enseignements qu'elles contiennent, sur la suractivité que l'état de fonctionnement physiologique introduit dans la circulation musculaire. Le rapport des coefficients de l'irrigation sanguine dans les deux conditions fondamentales de repos et de travail du muscle est, en effet, un des éléments les plus importants à utiliser par le physiologiste qui veut étudier le mouvement énergétique intramusculaire.

Ce rapport, d'après ce qui a été dit précédemment de la valeur des coefficients formant les termes dont il se compose, peut être très fort. Par exemple, dans la troisième expérience, le coefficient du débit du sang, le muscle étant en repos *avant le travail*, correspond à $0^{gr},0165$ par minute et par gramme de muscle ; il atteint $0^{gr},5092$ quand l'organe fonctionne ; donc l'irrigation sanguine est presque 31 fois plus active dans ce dernier cas que dans le premier. Voilà déjà une différence bien considérable. Mais on arrive à un résultat bien plus étonnant encore si l'on ne s'astreint plus à comparer entre eux les chiffres de la même expérience exécutée sur le même sujet. Ainsi, quand on fait la comparaison du

coefficient de l'irrigation sanguine de cette même expérience 3, pendant le repos avant le travail ($0^{gr},0165$), avec le coefficient ($1^{gr},9524$) de l'irrigation sanguine pendant le travail (2e période) accompli par le muscle droit dans la 7e expérience, on arrive à constater que le rapport de ce dernier coefficient au premier est égal à 118,32 ! Par contre, ce rapport peut, dans telles conditions d'activité ralentie du muscle, s'abaisser considérablement, tomber même jusqu'à 2, 41, comme cela s'est vu dans l'un des temps de l'expérience 8. Entre ces chiffres extrêmes, se placent naturellement un grand nombre d'intermédiaires.

Il est à noter, ou plutôt à répéter, que ces différences ne tiennent pas aux variations du coefficient du débit du sang pendant le travail : variations en somme peu étendues et toujours réglées par l'activité de la contraction musculaire. La grande diversité des chiffres qui expriment la valeur du rapport des deux coefficients de l'irrigation sanguine, dans les états opposés de repos et de travail, dépend seulement des énormes écarts que présente le débit de sang pendant l'inactivité du muscle.

Cette diversité met dans la nécessité de recourir à l'établissement de moyennes pour se rendre compte, à peu près, de la valeur générale du rapport existant entre l'irrigation sanguine pendant le travail et l'irrigation sanguine pendant l'état de repos du muscle. Il faut, pour cela, additionner les divers coefficients de même catégorie, obtenus pour chaque muscle dans chaque expérience, et en prendre les moyennes. Puis ces moyennes de chaque catégorie sont additionnées ensemble et l'on en extrait une moyenne générale. On obtient ainsi, pour l'irrigation sanguine pendant le travail, le coeffimoyen $0^{gr}, 8114$ et pour l'irrigation sanguine pendant le repos, $0^{gr}, 1325$. D'où l'on tire le rapport :

$$\frac{0^{gr},8114}{0^{gr},1325} = 6,123.$$

Le muscle, dans l'ensemble des expériences, a donc été irrigué par environ 6 fois plus de sang pendant le travail que pendant le repos. C'est un chiffre supérieur à ceux qui ont

été obtenus antérieurement. Après avoir d'abord fixé à $\frac{3}{1}$ le rapport moyen de l'irrigation sanguine dans les états d'activité et d'inactivité du muscle, d'après des expériences sur le muscle masséter (*page* 249), on avait dû relever ce rapport à $\frac{5}{1}$ à la suite des premières expériences sur le releveur propre de la lèvre supérieure. Il y a tout lieu de croire que ce dernier chiffre se rapproche sensiblement de la vérité. Dans nos nouvelles expériences, on s'est toujours un peu hâté de commencer à recueillir le sang, pour terminer les opérations avant toute tendance à la coagulation dans la canule. L'effet vaso-constricteur qui succède immédiatement au traumatisme, ainsi qu'aux manipulations qu'entraîne le placement de la canule, n'avait probablement pas eu le temps de se dissiper, au moment de la première prise de sang, d'où, pour cette période initiale, un abaissement forcé du coefficient de l'irrigation sanguine.

En définitive, le rapport des coefficients de l'irrigation sanguine, pendant le repos et le travail du muscle, dépend de la régulation de la circulation, par les actions vaso-motrices que mettent en train les excitations résultant des besoins nutritifs et respiratoires du tissu musculaire. On pouvait croire, d'après cela, qu'une lésion des nerfs vaso-moteurs doit nécessairement modifier la valeur de ce rapport, par la perturbation apportée à leur effet régulateur. Et, en effet, dans l'expérience 4, on voit le rapport des coefficients de l'irrigation sanguine passer de 21,86 à 5,325 après la section du sympathique cervical. D'après les effets connus de cette opération sur la vascularisation et la calorification de la tête, il en résulte la paralysie des nerfs vaso-constricteurs de la plus grande partie de cette région, mais la section respecte absolument les nerfs vaso-dilatateurs. Il semble qu'en effet, dans ladite expérience, l'action de ces derniers soit demeurée intacte après la section nerveuse, puisque l'afflux sanguin provoqué par le travail continua à se manifester avec une grande énergie. Et il paraît aussi que ces nerfs vaso-dilatateurs n'ont plus trouvé devant eux le même antagonisme de la part des nerfs vaso-constricteurs. C'est au moins ce que l'on peut déduire des caractères du débit du sang, pendant la

période de repos musculaire : ce débit s'est élevé considérablement, ce qui explique l'abaissement observé dans le rapport des coefficients de l'irrigation sanguine pendant le repos et pendant le travail après la section du sympathique cervical.

Toutefois cette influence de la section du sympathique cervical ne se distingue pas avec la même netteté dans les expériences 3, 5 et 6. Le rapport des coefficients circulatoires continue à y être fort élevé, et il est difficile de constater un amoindrissement de la vaso-constriction, soit dans l'état de repos, soit pendant le travail du muscle. Il est vrai que ces expériences n'ont pas réuni des conditions aussi favorables que l'expérience 4, pour la comparaison de l'irrigation sanguine quand le sympathique cervical est intact ou coupé en travers. Mais il n'en reste pas moins établi, de la manière la plus nette, que les résultats *immédiats* de la section n'empêchent pas la vaso-constriction de se produire énergiquement *après* le travail, quand celui-ci cesse d'exciter la vaso-dilatation. Le calibre des vaisseaux se laisse ramener aux dimensions qu'il avait avant cette vaso-dilatation. Seulement il ne paraît plus pouvoir s'amoindrir, dans l'état de repos du muscle, au degré extrême qu'on lui voit atteindre parfois quand le symphatique cervical est intact.

d. *Comparaison de l'irrigation sanguine dans le muscle qui travaille utilement ou à vide.* — Il est nécessaire de faire d'abord une rectification au principe qui a servi de base à nos premières recherches sur ce sujet et aux déductions qu'on en a tirées (*page* 287).

Quand le tendon du releveur de la lèvre supérieure est coupé en travers, la synergie fonctionnelle peut bien conserver au muscle tous les mouvements qu'il aurait exécutés si la continuité du tendon avait été respectée et si l'organe avait pu ainsi employer sa contraction à faire du travail utile. Mais cette synergie n'assure pas à ces mouvements l'uniformité dans leur étendue : lorsque le tendon est coupé le corps charnu, n'étant arrêté par aucune résistance à déplacer, peut subir un raccourcissement musculaire plus considérable que si le tendon est intact. Cela est certainement arrivé dans les

premières expériences (*loc. cit*). On s'explique ainsi que l'irrigation sanguine et les combustions interstitielles n'y aient point éprouvé d'affaiblissement sensible pendant le travail après la section du tendon.

Autrement si le muscle s'était contracté dans les deux cas de travail (avant et après la section du tendon) exactement de la même manière, l'irrigation sanguine qui alimente les combustions aurait baissé dans le cas de tendon coupé. Et, en effet, l'élasticité musculaire créée par un même raccourcissement voit toujours son coefficient s'élever en proportion de la résistance qui tend le tissu contractile ; par conséquent, les combustions, source de l'énergie, doivent être alors plus actives, de même que le renouvellement corrélatif du fluide sanguin. Voilà comment les études sur l'élasticité musculaire, en rapport avec l'énergie employée à sa création, invitent à poser la question.

Il était à présumer, d'après cela, qu'en répétant les expériences faites en 1886, on arriverait à rencontrer les conditions propres à mettre en évidence la supériorité du travail utile, sur le travail stérile, au point de vue du débit du sang à travers le tissu musculaire. Et, en effet, dans deux au moins des trois nouvelles expériences racontées présentement, l'irrigation sanguine a bien éprouvé un accroissement considérable pendant le travail stérile, mais cet accroissement a été notablement inférieur à celui qui s'est manifesté dans le cas de travail utile. L'autre expérience (expérience 8) se rapproche davantage, par ses résultats, des premières expériences ; la moyenne des deux prises de sang faites pendant le travail utile est presque exactement équivalente à la quantité de sang qui s'est débité pendant le travail stérile ; mais on a noté que la première période de travail utile a été moins active que la seconde ; peut-être eût-on, dans ce cas encore, constaté que l'irrigation sanguine est plus active quand le tendon n'est pas coupé, si les conditions de l'activité musculaire avaient toujours été rigoureusement identiques.

Il n'y a pas à douter, du reste, que l'irrigation sanguine ne puisse être égale dans les deux cas de travail utile et de travail stérile. Je n'ai, en effet, aucune raison de suspecter

la parfaite exactitude des expériences où cette égalité a été constatée. Tout dépend de la manière dont le muscle se contracte avant et après la section du tendon. Mais les résultats de ces expériences, tout en conservant leur intérêt intrinsèque, ne peuvent plus servir de base à une détermination exacte du rendement mécanique de l'énergie dépensée dans le travail physiologique du muscle releveur propre de la lèvre supérieure du cheval.

FIN

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE II

CHAPITRE III

CHAPITRE IV

CHAPITRE V

DOCUMENTS

I

II

III

IV

V

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

6326-90. — Corbeil. Imprimerie Crété.

